N° D'ORDRE :

485

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ PAUL SABATIER
DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques VASSAL

Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre Acacia

Soutenue le 11 avril 1972 devant la Commission d'Examen

M. J. L. TROCHAIN — *Président*

M. J. P. M. BRENAN
Mlle Y. DE FERRÉ
M. TH. MONOD
— *Examinateurs*

TOULOUSE
J.-F. EDITIONS

1972

N° D'ORDRE :

485

THÈSE

PRÉSENTÉE

A L'UNIVERSITÉ PAUL SABATIER
DE TOULOUSE

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Jacques VASSAL

Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre Acacia

Soutenue le 11 avril 1972 devant la Commission d'Examen

M. J. L. TROCHAIN — *Président*

M. J. P. M. BRENAN
Mlle Y. DE FERRÉ
M. TH. MONOD
} *Examinateurs*

TOULOUSE
J.-F. EDITIONS

1972

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

UNIVERSITÉ PAUL SABATIER, TOULOUSE

DIRECTION DE L'UNIVERSITÉ

M. LARENG ..... Président.
M. MATHIS ..... 1er Vice-Président.
M. MARTIN ..... 2e Vice-Président.

SCIENCES

HONORARIAT

M. BLAIZOT ..... Doyen honoraire.
M. CAPDECOMME ... Doyen honoraire, Recteur honoraire.
M. DELTHEIL ..... Doyen honoraire, Recteur honoraire, Professeur honoraire.
M. DUPOUY ..... Membre de l'Institut, Doyen honoraire, Directeur général honoraire du C. N. R. S., Professeur honoraire.
M. DURAND ..... Doyen honoraire.
M. GAUSSEN ..... Professeur honoraire, Correspondant de l'Institut.
M. JACQUES ..... Professeur honoraire.
M. MIGNONAC ..... Professeur honoraire.
M. MORQUER ..... Professeur honoraire, Correspondant de l'Institut.
M. SECONDAT ..... Professeur honoraire.
M. TEISSIÉ-SOLIER .. Professeur honoraire.
M. VANDEL ..... Professeur honoraire, Membre de l'Institut.
M. MATHIS ..... Doyen honoraire.

PROFESSEURS

M. ESCANDE ..... Mécanique des Fluides, Membre de l'Institut.
M. CASTERAS ..... Géologie, Correspondant de l'Institut.
M. BEDOS ..... Chimie.
M. CAPDECOMME ... Minéralogie.
M. NOUVEL ..... Biologie générale.
M. GALLAIS ..... Chimie, Correspondant de l'Institut.
M. DURAND ..... Physique.
M. FERT ..... Physique.
M. DIEHL ..... Agronomie.
M. LESBRE ..... Chimie organique.
M. BRUNEL ..... Physiologie végétale.
M. HURON ..... Mathématiques appliquées.
M. MARGULIS ..... Pédologie.
M. TRICHE ..... Chimie analytique et Spectrographie.
M. LEDOUX ..... Zoologie appliquée.
M. RIVALS ..... Agriculture.
M. PERRIER ..... Physique.
M. MATHIS ..... Chimie.
M. ORLIAC ..... Géochimie et Minéralogie.
M. LAFOURCADE .... Physique.
M. ANGELIER ..... Zoologie.
Mlle DE FERRE ..... Botanique
M. FARRAN ..... Minéralogie et Géotechnique.
M. LAUDET ..... Physique théorique et Calcul numérique.

M. SERFATY	Biologie animale.
M. NOUGARO	Hydraulique générale et appliquée.
M. LAGASSE	Électrotechnique.
M. GARDY	Génie chimique.
M. BLANC	Physique nucléaire.
M. BIREBENT	Électronique appliquée.
M. VOIGT	Chimie minérale.
M. LEREDDE	Botanique.
M. LELUBRE	Géologie.
M. TROCHAIN	Botanique.
M. MASDUPUY	Chimie.
M. LALAGUE	Mathématiques générales.
M. BOUIGUE	Astronomie.
M. COUCHET	Physique.
M. LEJEUNE	Chimie.
M. LASCOMBES	Botanique.
M. ASSELINEAU	Chimie biologique.
M. MAURET	Chimie systématique.
M. AGID	Physiologie.
M. MONTANT	Cryptogamie.
M. GAUTIER	Physique.
M. CRUMEYROLLE ..	Mathématiques.
M. GOURINARD	Géologie.
M. PULOU	Minéralogie.
M. CAMBOU	Physique spatiale.
M. MIQUEL	Chimie.
M. LACOSTE	Électrotechnique.
M. THIBAULT	Mécanique rationnelle et appliquée.
M. MONTEL	Chimie physique et Électrochimie.
M. MASCART	Mathématiques.
M. MEDIONI	Psychophysiologie.
M. THIRRIOT	Hydrodynamique (E.N.S.E.E.I.H.T.).
M. BRENON	Géologie.
M. LAFON	Calcul différentiel et intégral.
M. RAYNAUD (P.) ..	Physiologie animale.
M. ZALTA	Chimie biologique.
M. SEVELY	Électrotechnique.
M. POMMIEZ	Mathématiques.
M. REY	Biologie végétale.
M. COULOMB	Physique.
M. TRINQUIER	Physique.
M. MARONI	Chimie.
M. BEETSCHEN	Biologie générale.
M. GRUAT	Mécanique des Fluides (Hydraulique)
M. DERACHE	Physiologie animale.

PROFESSEURS ASSOCIÉS

M. SAKUMA

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. HAMANT	Botanique.
M^me^ BRUNEL	Physiologie végétale.
M^lle^ BERDUCOU	Physiologie végétale.
M. PICCA	Physique.

M. MÉRIC	Mathématiques appliquées.
Mme LECAL	Zoologie.
M. BUGAREL	Génie chimique.
M. MIROUSE	Géologie.
M. PILOD	Physique.
M. LARROQUE	Physique.
M. BARRANS	Chimie.
Mme LAFON	Mathématiques.
Mlle LAPEYRE	Mathématiques - Informatique.
M. DAT	Mécanique des Fluides.
M. JEANNIN	Chimie minérale.
M. BERTRAND	Chimie.
M. SATGE	Chimie organique.
M. DESQ	Mathématiques.
M. MAHENC	Chimie.
M. LATTES	Chimie.
M. ROCARD	Électronique.
M. DEGEILH	Physique.
M. FALLOT	Biologie végétale (Viticulture et Arboriculture).
M. POILBLANC	Chimie.
M. TOUZE	Physiologie végétale.
M. FRASNAY	Mathématiques.
M. CASSAGNAU	Zoologie.
M. GUÉRIN	Mathématiques.
M. TRUCHASSON	Mécanique.
M. PESCIA	Physique.
M. HOFFMANN	Électronique.
M. SOUQUET	Géologie.
M. SCHNEIDER	Biologie cellulaire.
M. SICARD	Biologie génétique.
M. DE LOTH	Chimie physique.
M. ENJALBERT	Chimie.
M. MARTIN (J. C.)	Génie électrique.

MAITRES DE CONFÉRENCES

M. BLANCHARD	Mathématiques.
M. BITSCH	Zoologie.
M. FONTAN	Physique nucléaire.
M. CAUSSINUS	Mathématiques appliquées.
M. MARTY	Physique industrielle.
M. BAUDRAS	Chimie biologique.
M. DURAND (Ph.)	Physique.
M. LEFEUVRE	Électronique (E.N.S.E.E.I.H.T.).
M. SAPORTE	Physique.
M. ATTEIA	Mathématiques.
M. IMBERT	Psychophysiologie.
M. ANGELINO	Génie chimique.
M. THENOZ	Génie civil.
M. DABOSI	E.N.S.C.
M. CALVET	Mécanique des Fluides (E.N.S.E.E.I.H.T.).
M. PAGANI	Physique.
M. CUPPENS	Mathématiques.
M. PERENNOU	Informatique.
M. REY	Génie électrique.

M. MATHIEU ..... Chimie analytique.
M. TRANNOY ..... Physique (E.N.S.E.E.I.H.T.).
M. CASTAGNETTO ... Mathématiques (E.N.S.E.E.I.H.T.).
M. CASTAN ..... Informatique.
M. GILOT ..... Génie chimique (Institut du Génie chimique).
M. LANTELME ..... Chimie industrielle.
M. CALMON ..... Techniques agricoles.
Mlle BARBANCE .... Mathématiques.
M. VERDIER ..... Physique.
M. GILLY ..... Génie mécanique.
M. VEDRENNE ..... Mesures physiques.
M. BEAUFILS ..... Informatique.
M. MATHEAU ..... Électronique (E.N.S.E.E.I.H.T.).
M. COTTU ..... Génie mécanique.
M. ROUTIÉ ..... Génie chimique.
M. REME ..... Mesures physiques.
M. MARAL ..... Physique.

MAITRES DE CONFÉRENCES ASSOCIÉS

M. PUN ..... Mécanique.

CHARGÉS D'ENSEIGNEMENT

M. MAUSS ..... Mécanique
M. PRADINES ..... Mathématiques.
M. BARTHET ..... Mathématiques.

PERSONNEL DE L'UNIVERSITÉ AFFECTÉ A L'INSTITUT NATIONAL DES SCIENCES APPLIQUÉES DE TOULOUSE

PROFESSEURS

M. ROQUES ..... Chimie industrielle.
M. GRATELOUP ..... Génie électrique.
M. MASO ..... Génie civil.
M. MIRA ..... Génie électrique.

PROFESSEURS SANS CHAIRE

M. CASSIGNOL ..... Génie électrique.
M. COLLETTE ..... Physique.
M. CARRARA ..... Physique.

MAITRES DE CONFÉRENCES

M. FAGET ..... Physique.
M. SCHUTTLER ..... Physique.
M. LETURCQ ..... Génie électrique.
M. SIRIEYS ..... Génie civil.
M. DURAND (G.) ... Chimie.

CHARGÉS D'ENSEIGNEMENT

M. BROUSSEAU ..... Physique.
M. LACAZE ..... Mathématiques.

ADMINISTRATION

M. PRINEAU ..... Secrétaire général de l'Université Paul-Sabatier.

REMERCIEMENTS

Avant d'exposer les résultats de nos recherches, notre pensée se tourne vers tous ceux qui, de près ou de loin, ont contribué à l'élaboration de cette Thèse.

Nous exprimons notre profonde gratitude à nos Maîtres, les Professeurs H. GAUSSEN et Y. DE FERRÉ qui, convaincus du particulier intérêt des études ontogéniques chez les *Mimosoideae,* ont inspiré ces recherches.

Au Professeur GAUSSEN, qui nous initia à la Botanique et fut notre « Patron », nous devons une grande part de notre formation. Il nous a fait bénéficier, avec beaucoup de bienveillance, de sa grande expérience et de son érudition, tout en nous apportant, par son affectueuse bonté, un très grand soutien. Qu'il soit ici vivement remercié.

Mlle Y. DE FERRÉ a dirigé nos recherches, suivi leur progression durant plus de 9 années, et grandement aidé à leur épanouissement et à leur aboutissement. Ce travail doit beaucoup à sa haute compétence dans le domaine des études ontogéniques et phylogéniques ainsi qu'à son grand sens critique. Nous lui sommes très reconnaissant de l'aide matérielle, scientifique et morale qu'elle n'a cessé de nous prodiguer et de la confiance qu'elle a bien voulu toujours nous témoigner.

M. le Professeur J. L. TROCHAIN, connaissant bien la Flore tropicale, a tout naturellement suivi avec attention nos observations sur les Acacias. Il nous a fait profiter de sa grande expérience de Biogéographe dans la dernière partie de notre Thèse. Nous le remercions vivement de son aimable sollicitude et de ses conseils.

M. le Professeur Th. MONOD, Membre de l'Institut, a toujours été convaincu de l'intérêt de nos recherches et nous a fait bénéficier de sa grande connaissance des Acacias africains. Nous avons particulièrement tiré profit de ses remarques et des échanges de vue que nous avons eus ensemble. Nous sommes très sensible à l'honneur qu'il nous fait de participer au Jury de notre Thèse. Qu'il trouve ici l'expression de notre respectueuse gratitude.

Le Dr J. P. M. BRENAN, Conservateur de la Bibliothèque et des Herbiers du Royal Botanic Garden de Kew, par sa haute compétence en matière de Légumineuses, a été pour nous un conseiller permanent et précieux. Il a bien voulu accepter d'authentifier un certain nombre d'échantillons d'herbier, éliminant ainsi l'un de nos principaux obstacles. Nous lui devons l'obtention de matériel d'étude et de renseignements bibliographiques. Son opinion,

dans quelques cas taxonomiques difficiles, nous a été d'un très grand secours. Il nous honore en acceptant de juger cette Thèse. Nous lui exprimons notre respectueuse reconnaissance.

Le Professeur J. Léonard a donné une impulsion nouvelle à nos recherches en nous faisant part de sa propre expérience. C'est grâce à sa recommandation que nous avons pu recevoir un important matériel d'étude. Nous savons l'intérêt qu'il porte à nos travaux et le remercions pour ses précieux conseils.

Le Professeur J. E. Loiseau a eu l'amabilité d'étudier quelques échantillons d'Acacias à phyllodes que nous lui avons envoyés. Grâce à lui nous avons pu préciser quelques points relatifs à la phyllotaxie des espèces à hélices surnuméraires. Nous l'assurons de notre profonde gratitude.

Le Dr P. Legris, Directeur du Service de la Carte Internationale du Tapis Végétal, a toujours témoigné de l'intérêt pour nos recherches. Il nous a particulièrement aidé en facilitant l'obtention de matériel indien ou en mettant à notre disposition les Techniciens de son Service. Nous le remercions très sincèrement.

Le Dr Ph. Guinet a bien voulu étudier quelques pollens pour compléter notre documentation. Nous lui sommes très reconnaissant de cette collaboration, prélude à des échanges de vue qui seront vraisemblablement plus nombreux encore dans l'avenir.

Le Colonel F. Bagnouls a toujours aimablement contribué à aplanir nos difficultés techniques aussi bien sur le plan mathématique que graphique. Nous lui exprimons toute notre gratitude.

Le Révérend Père J. Carles a mis aimablement à notre disposition ses compétences de latiniste en revoyant les diagnoses des groupés créés. Nous l'en remercions vivement.

A l'occasion de chaque article nous avons cité les noms des nombreux collecteurs de tous les pays qui, par leur collaboration, ont permis à ce travail de voir le jour. Nous les unissons dans un même hommage et leur exprimons nos plus chaleureux remerciements.

MM. Asties, Garcia et Pivot, qui ont réalisé avec talent les cartes et diagrammes, ont droit à toute notre reconnaissance.

Nous remercions tous les membres du Laboratoire de Botanique et Biogéographie et plus particulièrement Mme M. C. Souteirat, qui a eu la lourde tâche de composer à la machine à écrire IBM tous les tableaux de cette Thèse, Mme A. Barbaste, qui s'est chargée des éclaircissements et colorations des cotylédons, et M. Llubes auteur des différentes photographies.

Nous ne saurions oublier, dans ce bouquet de remerciements, l'affectueuse reconnaissance que nous devons à notre femme et à nos parents pour les encouragements qu'ils ont toujours su nous prodiguer au cours de la réalisation de cette Thèse.

AVANT-PROPOS

Le but initial de nos recherches a été de montrer l'intérêt des observations ontogéniques pour la taxonomie et la phylogénie. Le choix du genre *Acacia* comme matériel d'expérience s'explique aisément par l'importance du groupe et les nettes différences morphologiques entre les appareils végétatifs jeune et adulte, déjà connues chez quelques espèces. Ce travail s'inscrit dans une ligne de recherches tracée et éprouvée, notamment grâce aux recherches ontogéniques sur les Abiétacées (Y. de Ferré, 1952), les Césalpiniées (Léonard, 1957), les Ombellifères (M. Th. Cerceau-Larrival, 1962), les Mésembryanthémacées (S. Dupont, 1968) et les Euphorbiacées (M. Cl. Verdus, 1970).

Notre champ d'études s'est peu à peu élargi. Grâce à des observations ontogéniques détaillées, nous avons en effet entrepris de parfaire la connaissance morphologique de l'appareil végétatif des Acacias. Par ailleurs, nous avons fait une étude détaillée des graines dont la diversité morphologique nous est apparue d'un grand intérêt taxonomique. Sur la base de ces documents ontogéniques et séminologiques nouveaux et des renseignements les plus divers puisés dans la littérature (caractères floraux, carpologiques, cytologiques, palynologiques...) nous nous sommes alors donné comme but de réaliser une synthèse moderne des principales connaissances en proposant une révision taxonomique du genre ainsi qu'une hypothèse sur sa phylogénie.

Pour réaliser ce programme, il était nécessaire de disposer d'un matériel suffisamment représentatif de l'ensemble du genre. Notre échantillonnage d'espèces a visé à illustrer la plupart des subdivisions proposées par Bentham dans sa Révision des *Mimoseae* de 1875, la classification de cet auteur étant la mieux structurée et la plus souvent admise jusqu'à ce jour. Vu la très large distribution géographique du genre *Acacia*, l'obtention du matériel d'étude s'est souvent avérée difficile. Grâce à la collaboration de nombreux collecteurs dans les différents continents, nous avons pu, après plusieurs années d'efforts, rassembler un matériel (graines, herbiers) illustrant la plupart des groupes de Bentham. Néanmoins, nous regrettons que le petit groupe des *Filicinae*, endémique d'Amérique, n'ait pu être représenté dans cet échan-

1. Alors que nous écrivons ces lignes, cette lacune est enfin comblée. Nous venons en effet de recevoir, grâce à l'obligeance du Pr. A. Krapovickas, des graines et un herbier d'*A. boliviana* (dét. A. Burkart), espèce *Filicinae* de Bolivie.

tillonnage[1]. L'identification des espèces a été contrôlée, dans de nombreux cas, par des spécialistes du genre *Acacia*.

Les résultats de nos recherches ontogéniques et séminologiques sont exposés dans une série d'articles séparés, échelonnés de 1969 à 1971. La plantule d'*A. albida* a été décrite auparavant dans un article particulier [1967] réhabilitant le genre Faidherbia. La plantule d'*A. dolichocephala* a été étudiée postérieurement à la publication de l'article sur les Acacias africains [1971] car nous n'avons obtenu des graines que très tardivement. Cette espèce méritait d'être incluse dans ce travail vu sa position taxonomique indécise. Pour clore le cycle de ces publications, nous avons rédigé un article de synthèse [1972]. L'exposé fractionné des résultats des recherches nous a permis, au fur et à mesure de l'avancement des investigations, la mise au clair des résultats et l'élaboration de synthèses partielles. Une telle méthode n'est cependant pas exempte d'inconvénients. En effet nous avons été amené, au cours de ces différentes publications, à apporter de légères modifications dans la présentation des résultats ou dans le vocabulaire afin d'approfondir certains domaines ou de préciser l'expression. En voici quelques exemples :

— Conscient, dès le début, de l'intérêt de la chorologie pour la taxonomie du genre *Acacia*, nous avons choisi un plan géographique pour l'étude des plantules. Un tel plan posait un problème dans le cas des espèces cosmopolites. Comme nous ne pouvions prendre parti, sur l'origine géographique des espèces, qu'en possession d'éléments de discussion suffisants (article de synthèse), nous avons, par exemple, placé arbitrairement *A. farnesiana* parmi les Acacias africains.

— Le vocabulaire, dans certains cas, a dû être clarifié. Ainsi, une désignation précise des différents types de nervures s'est avérée nécessaire dès le 2e article sur les Acacias insulaires à phyllodes [voir p. (40)]. De même, dans cet article, nous avons été amené à considérer comme *glande pétiolaire distale* la glande située à l'insertion de la paire proximale de pennes [voir *nota* p. (22), *in* Acacias américains et asiatiques]. Cette modification tient compte de la remarque de la page (43), *in* Acacias africains[2].

— Nous avons globalement conservé, dans les différentes publications sur les plantules, un plan d'étude identique. Toutefois, au fur et à mesure de l'avancement des recherches, l'intervention

2. Nous avons conservé tout au long de nos publications le mot « phyllodinisation », afin que l'expression garde une certaine unité. Le mot *Phyllodineae*, créé par de Candolle, permet de former le verbe « phyllodiniser », c'est-à-dire « acquérir la structure foliaire des Acacias *Phyllodineae* », et par extension le mot « phyllodinisation ». Duchartre [1877] parle de phyllodination. En fait il semble que le mot le mieux formé soit « phyllodisation ».

de nouveaux critères a pu apparaître nécessaire. Ainsi, les fluctuations de longueur du pétiole sont décrites chez les Acacias australiens et non chez les Acacias africains. Il en est de même en ce qui concerne la présence ou l'absence de la gouttière pétiolaire au cours de l'ontogénie. La présentation des résultats concernant les dimensions et proportions des cotylédons est également un peu différente selon le groupe considéré. Pour les Acacias américains, asiatiques et africains, les proportions des cotylédons (longueur du limbe/largeur du limbe — longueur totale du cotylédon/longueur du pétiole, soit Lc2m/lcm - Lc1m/lpm) sont combinées dans un même diagramme. Pour les Acacias insulaires, un tel diagramme n'a pas été réalisé vu l'absence très fréquente du pétiole cotylédonaire. Nous l'avons remplacé par un diagramme combinant les longueurs et largeurs moyennes du limbe cotylédonaire, c'est-à-dire rendant compte à la fois des variations des dimensions et des proportions de ce limbe.

GÉNÉRALITÉS SUR LE GENRE ACACIA

ÉTYMOLOGIE

L'étymologie du mot Acacia donne lieu à controverses.

Lamarck [1810] indique que ce mot signifie « *arbre sans malice, parce que la piqûre de ses épines n'est suivie d'aucun incident fâcheux* ». Lamarck, dans son interprétation, peut s'être basé sur le sens du mot grec ἀκακία : « innocence, candeur ». Germain de Saint-Pierre [1870] estime que ce mot, formé de α privatif et κακος (= « mauvais »), signifie « bon » en raison « *de l'utilité et de la saveur douce du suc gommeux fourni par plusieurs espèces* ». De Rochebrune [1898-99] rapporte les propos de Babelon (Grande Encyclopédie) qui note que, grâce à ses valeurs curatives et magiques, l'Acacia passait, dans l'Antiquité, pour un gage de bonne fortune. « *C'est pourquoi,* déclare cet auteur, *on voit figurer allégoriquement une gousse d'Acacia sous la forme de sachet de toile, long et étroit, sur les monnaies byzantines à partir de Léon I^er^* ». Ce sachet était rempli de cendres et de poussière pour rappeler au Prince « *la fragilité de son trône et de sa puissance et l'exorter à vivre* ἀκακία *, sans mal, sans crimes* ».

Miller [1731] et, après lui, de nombreux auteurs, considèrent que le mot Acacia n'a pas de liens avec l'adjectif ἄκακος mais s'apparente au substantif ἀκή signifiant « pointe, tranchant ». Selon cette étymologie, l'Acacia est donc un arbre portant des piquants. Pessoneaux [1892] est d'accord avec cette étymologie. Cette interprétation apparaît très valable car les Acacias du Moyen-Orient sont porteurs d'épines ou d'aiguillons.

En fait, il est difficile de choisir entre ces deux solutions. Si l'on consulte les auteurs anciens, on s'aperçoit que Théophraste [4^e^ siècle avant J.-C.] parle d'arbres égyptiens épineux sous les noms d'ἄκανθα μέλαινα ou δισάς (= *A. nilotica* ou *A. seyal* d'après de Rochebrune et Delile) et ἄκανθα λευκή (= *A. senegal* d'après de Rochebrune). L'*Acanthus* des auteurs latins (Virgile entre autres) est l'équivalent de l'ἄκανθα grec. Pline, d'après Delile, désignait sous le nom de *Spina sitiens* l'*Acacia seyal*. D'après Matthioli [1565], Dioscoride, au I^er^ siècle après J.-C., parle d'*Acacia* (et non d'Acanthe). Pourquoi avoir délaissé ἄκανθα au profit de ἀκακία ? La première dénomination servait-elle dans l'Antiquité à désigner l'arbre lui-même et la seconde à indiquer sa valeur magique ou symbolique? Dans ce cas il faudrait aban-

donner l'étymologie proposée par MILLER, qui ne manque néanmoins pas de logique. Le problème apparaît donc difficilement soluble.

PATERNITÉ DU GENRE ACACIA

La paternité du genre *Acacia* est attribuée à différents auteurs : LINNÉ (*Fl. Zeyl.*, 1747, selon l'index de Kew), MOEHRING (*Primae lineae horti privati*, 1736, selon KUNTZE, 1891), NECKER (elem. n., selon ENDLICHER, 1836-40 et DE CANDOLLE, 1825), TOURNEFORT (Éléments de Bot., 1694, selon GAERTNER, 1791 et ADANSON, 1763), WILLDENOW (*Sp. pl.* 1807, selon de nombreux auteurs), MILLER (The Gardener's dict., 1754, selon quelques auteurs tels que BRENAN, 1959, HUTCHINSON, 1964, KEAY et ONOCHIE, 1964) ou ADANSON (Famille des plantes, 1763, selon BURKART, 1952).

La paternité du genre revient légalement à MILLER, selon l'article 13 du Code international de nomenclature botanique [1964], LINNÉ ne faisant pas mention du genre *Acacia* dans le *Species plantarum* de 1753. Compte tenu de la recommandation 46 E du Code, il y a lieu d'indiquer :

Acacia [TOURN., 1694] MILL. 1754.

POSITION TAXONOMIQUE, DIAGNOSE ET SUBDIVISIONS DU GENRE ACACIA

Le genre *Acacia* est placé, selon les auteurs actuels, soit dans une famille (*Mimosaceae*) appartenant à l'ordre des Leguminosales, soit dans une sous-famille (*Mimosoideae*) de la grande famille des *Leguminosae*. Les *Leguminosae* ont été considérées comme un ordre et les *Mimoseae comme* un sous-ordre par BENTHAM. En 1834, WIGHT et ARNOTT proposent de regrouper dans les *Acacieae* la plupart des genres de *Mimoseae*. En 1842 BENTHAM va élaborer une classification très structurée des *Mimoseae*. Il distingue ainsi une tribu des *Acacieae* où il regroupe les genres *Acacia, Lysiloma, Albizia, Zygia, Calliandra, Pithecolobium, Enterolobium, Serianthes, Inga* et *Affonsea*. En 1870, BAILLON remanie partiellement la classification de BENTHAM. Il conserve globalement la même importance aux *Acacieae* mais inclut les genres *Albizia* et *Zygia* dans le genre *Acacia*. En 1875, BENTHAM décide de réserver au seul genre *Acacia* la tribu des *Acacieae* qu'il définit ainsi :

Calyx valvatus, rarius O. Stamina indefinita, libera vel interiora basi brevissime connata. Albumen O.

Afin d'avoir une idée de la place des *Acacieae* parmi les autres tribus distinguées par Bentham, voici une clé dichotomique reprenant les principaux caractères différentiels :

— *Calycis dentes brevissimi imbricati* ..... *PARKIEAE*
— *Calyx valvatus*
★ *Stamina petalis numero dupla*
■ *Semina exalbuminosa* ..... *PIPTADENIEAE*
■ *Semina albuminosa* ..... *ADENANTHEREAE*
★ *Stamina petalis numero aequalia vel dupla. Semina albuminosa* ..... *EUMIMOSEAE*
★ *Stamina indefinita. Semina exalbuminosa*
■ *Stamina libera vel interiora basi brevissime connata* ..... ***ACACIEAE***
■ *Stamina basi in tubum connata* ..... *INGEAE*

Plus tard, Taubert (*in* Engler et Prantl, 1894) adoptera les mêmes subdivisions. Hutchinson [1964] conserve globalement les tribus de Bentham; il regroupe néanmoins *Piptadenieae* et *Adenanthereae,* crée la tribu des *Mimozygantheae* proche des *Parkieae,* et maintient le seul genre *Acacia* parmi les *Acacieae.*

La diagnose du genre *Acacia* donnée par Tournefort [1719] est la suivante : *Acacia est plantae genus, flore monopetalo, infundibuliformi, staminibus numerosis plerumque donato et in capitulum collecto; ex floris autem fundo surgit pistillum quod deinde abit in fructuum siliquosum, in plurimas velutifoveas divisum feminibusque foetum subrotundis.*

Des auteurs tels que Adanson [1763], Gaertner [1791], Willdenow [1807], de Candolle [1825], Wight et Arnott [1834], Endlicher [1836-40] précisent peu à peu la diagnose du genre. Celui-ci a une définition très vaste car y sont incluses les espèces ayant de 10 à n étamines et filets staminaux libres ou soudés sur une partie de leur longueur. Ainsi, parmi les Acacias de de Candolle existent des espèces aujourd'hui classées dans les genres *Pithecolobium, Prosopis, Calliandra, Entada, Albizia, Piptadenia, Elephantorrhiza, Xerocladia...* Cette très large conception du genre va être combattue par Bentham [1842]. Cet auteur donne une diagnose plus restrictive en ce qui concerne les caractères de l'androcée. La voici :

Flores saepius polygami. Sepala 3-5, in calycem campanulatum coalita vel libera. Petala totidem, plus minusve coalita, rarius demum libera. Stamina numerosa (saepius ultra 50), libera vel ima basi in cupulam brevem vel in discum perigynum breviter et irregulariter connata, rarius (in floribus masculis) in columnam centralem congesta, nec in tubum cylindricum monadelpha. Legumen varium, saepissime siccum.

Cette conception du genre *Acacia* prévaut encore aujourd'hui, malgré quelques tentatives de fractionnement, antérieures ou postérieures aux travaux de BENTHAM[3]. Ces genres sont essentiellement fondés sur les particularités morphologiques des fruits, rarement sur des particularités de l'androcée (anthères glanduleuses, filets plus ou moins soudés). Dans sa Révision des *Mimoseae* de 1875, BENTHAM n'a pas admis les nouveaux genres proposés avant cette date.

WILLDENOW [1807] a fait une première tentative de classement des Acacias. Voici les caractères fondamentaux des groupes qu'il distingue :

— *foliis simplicibus;*
— *foliis conjugato-pinnatis;*
— *foliis duplicato-pinnatis, caule inermi, spicis filiformibus;*
— *foliis duplicato-pinnatis, caule inermi, spicis globosis;*
— *foliis duplicato-pinnatis, spinis s. aculeis stipularibus, spicis elongatis;*
— *foliis duplicato-pinnatis, spinis s. aculeis stipularibus, spicis globosis;*
— *foliis duplicato-pinnatis, aculeis sparsis.*

En 1825, DE CANDOLLE reprend certains éléments de ce classement. Au groupe « *foliis simplicibus* » de WILLDENOW, il donne le nom de *Phyllodineae*. Voici les subdivisions qu'il propose :

Sectio I : *Phyllodineae*
1. *Capitatae*
2. *Capitato-racemosae*
3. *Spicatae.*

Sectio II : *Conjugato-Pinnatae*

Sectio III : *Spiciflorae*
1. *Inermes*
2. *Aculeatae aut Spinosae.*

Sectio IV : *Globiflorae*
1. *Aculeatae*
2. *Inermes.*

---

3. Voici la liste des principaux genres créés, et pour la plupart tombés dans l'oubli :
Phyllodoce LINK (*Handb.*, II, 132, 1831) non SALISB.
Vachellia WIGHT et ARN. (*Prodr. flor. pen. Ind. Or.*, I, 272, 1834).
Aldina E. MEYER (*Comment. de pl. Afr. Aust.*, 1, 171, 1835-37).
Farnesia GASP. (*Descr. nuov. gen.*, 1838).
Cuparilla, Drepaphylla, Eburnax, Esclerona, Gumifera, Hecatandra, Poponax, Senegalia, Zigmaloba RAFIN. (*Sylv. Tell.*, 118-120, 1838).
Tetracheilos, Chithonanthus LEHM. (*Pl. Preiss.*, II, 368, 1847).
Besenna A. RICH. (*Tent. Flor. Abyss.*, I, 253, 1847).
Arthrosprion HASSKARL (*Retzia*, I, 212, 1855).
Hoopesia BUCKL. (*Proc. Ac. Sc. Phil.*, 433, 1861).
Manganaroa SPEG., (*Bol. Acad. Nac. Cienc. Cord.*, XXVI, 227, 1921).
Tauroceras, Bahamia, Feracacia, Lucaya, Fishlockia, Myrmecodendron, Acaciopsis, Acaciella BRITT. et ROSE (*N. Am. Fl.*, 23, 1928).
Faidherbia A. CHEV. (*Rev. Bot. appl.*, 14, 875-876, 1934).
Dugandia BRITT. et KILLIP (*Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 137, 1936).

Endlicher [1836-40] subdivise pour sa part les Acacias en deux groupes essentiels, reprenant ainsi l'un des groupes de Martius[4] [1825] :

— *Rhacosperma* Mart. (correspondant aux Acacias *Phyllodineae* de de Candolle) ;
— *Acacieae verae* (Acacias à feuilles bipennées).

Bentham, en 1842 puis 1875, dans une remarquable synthèse des connaissances sur les Acacias, délimite 6 séries et un certain nombre de subdivisions fines[5]. Dans ce classement Bentham emprunte à de Candolle le groupe des *Phyllodineae*.

Voici les diagnoses des différentes subdivisions :

Series 1. Phyllodineæ. *Folia ad phyllodia teretia v. verticaliter compressa v. rarius ad squamas minutas reducta. Stipulæ in paucis speciebus spinescentes in plerisque parvæ v. O. Aculei O. Species omnes Australienses v. ins. Oceani Pacifici.*

Subseries 1. **Alatæ.** *Phyllodia bifariam decurrentia in alas secus ramos 2 oppositas, nunc brevia et acuta nunc rigida et pungentia. Capitula globosa.*

Subseries 2. **Continuæ.** *Phyllodia rigida, pungentia, cum caule continua et breviter irregulariterque v. trifariam decurrentia. Capitula globosa v. rarius spicae cylindraceae.*

Subseries 3. **Pungentes.** *Phyllodia rigida, pungentia, in ramo articulata v. rarius O. Capitula globosa v. spicæ cylindraceæ.*

A. *Aphyllæ. Rami spinescentes, phyllodiis nullis. Capitula globosa.*

B. *Plurinerves. Phyllodia 2-plurinervia v. teretia et enervia. Capitula globosa.*

C. *Uninerves. Phyllodia 1-nervia. Capitula glabra.*

D. *Spicatæ. Phyllodia 1-3-nervia. Spicæ cylindraceæ oblongæ v. ovoideæ.*

Subseries 4. **Calamiformes.** *Phyllodia anguste linearia, teretia v. tetragona, rarius leviter compressa, obtusa v. mucrone innocuo acuta, in ramo articulata, 1-3-nervia, v. rarius O. Capitula globosa.*

A. *Subaphyllæ. Phyllodia O v. tenuissima, ramis similia.*

B. *Plurinerves. Phyllodia nervis utrinque 2-3-striata.*

C. *Uninerves. Phyllodia nervis utrinque solitariis plana v. tetragona v. enervia.*

Subseries 5. **Brunioideæ.** *Phyllodia numerosa, parva, verticillata v. fasciculata, obtusa v. apiculo innocuo acuta. Capitula globosa.*

Subseries 6. **Uninerves.** *Phyllodia plana, non pungentia (exceptis speciebus paucis latifoliis), uninervia v. rarius 2-nervia. Capitula globosa.*

A. *Spinescentes. Rami spinescentes. Phyllodia parva. Glandula marginalis O. Stipulæ minutæ v. O. Pedunculi 1-cephali.*

B. *Armatæ. Rami non spinescentes. Stipulæ sæpius persistentes, spinescentes v. subulatæ. Phyllodia rarius 1½-pollicaria, costa subcentrali. Glandula marginalis O. Pedunculi 1-cephali.*

4. *Catalog. Hort. Monac.*, 188, 1825.

5. Bentham crée ainsi la série *Botrycephalae* [1842]. Par la suite, cet auteur orthographiera cette série : *Botryocephalae* [1864, 1875].

C. *Triangulares. Rami rigidi, interdum spinescentes. Stipulæ spinescentes subulatæ v. O. Phyllodia parvula, costa sæpius margini inferiori approximata, latere superiore rotundata v. angulata sæpeque glandulifera. Pedunculi 1-cephali.*

D. *Brevifoliæ. Rami non spinescentes. Stipulæ minutæ v. O. Phyllodia sæpius infrapollicaria, lata v. angusta, non pungentia. Pedunculi 1-cephali.*

E. *Angustifoliæ. Rami non spinescentes. Stipulæ sæpius minutæ v. O., rarius spinescentes. Phyllodia ultrapollicaria, oblonga-lanceolata v. linearia, costa subcentrali. Pedunculi 1-cephali.*

F. *Racemosæ. Rami non spinescentes. Stipulæ minutæ v. O. Phyllodia varia. Pedunculi plerique v. omnes pleiocephali.*

Subseries 7. **Plurinerves.** *Phyllodia plana, mutica (exceptis speciebus paucis latifoliis), utrinque 2-v. plurinervia. Capitula globosa, solitaria v. fasciculata.*

A. *Armatæ. Stipulæ spinescentes. Phyllodia falcata, subulato-acuminata v. fere pungentia.*

B. *Triangulares. Stipulæ setosæ v. minutæ. Phyllodia parva, late falcato-ovata v. triangularia, sæpe subpungentia.*

C. *Brevifoliæ. Stipulæ inconspicuæ. Phyllodia parvula, obtusissima, sæpe undulata.*

D. *Oligoneuræ. Phyllodia oblongo-lanceolata v. linearia, rectiuscula, utrinque 2-3-nervia.*

E. *Microneuræ. Glabræ v. glaucæ nec glutinosæ. Phyllodia crassiuscula, nervis tenuibus parallelis vix prominulis v. omnino inconspicuis.*

F. *Nervosæ. Sæpe glutinosæ, rarius cano-pubescentes. Phyllodia recta v. falcata, nervis pluribus prominulis, rarius in phyllodio angusto 3.*

G. *Dimidiatæ. Phyllodia sæpius ampla, lata, valde obliqua, nervis 2-4 prominentibus distantibus, inter nervos reticulato-pennivenia.*

Subseries 8. **Julifloræ.** *Phyllodia varia, sæpius complanata et plurinervia. Spicæ cylindraceæ v. rarius breviter oblongæ.*

A. *Rigidulæ. Phyllodia plana, sæpe brevia. Spicæ sæpius densæ. Flores 5-meri.*

B. *Tetrameræ. Phyllodia plana, linearia lanceolata oblonga v. obovata. Spicæ sæpe laxiusculæ. Flores 4-meri.*

C. *Stenophyllæ. Phyllodia lineari-subulata v. anguste linearia, sæpius elongata et rectiuscula. Spicæ densæ, breves v. tenues. Flores parvi, 5-meri v. in speciebus teretifoliis interdum 4-meri.*

D. *Falcatæ. Phyllodia sæpius ampla, plus minus falcata, apice basique angustata, æqualiter multinervia v. nervo centrali v. pluribus validioribus. Spicæ tenues, sæpius densæ. Flores plerique 5-meri.*

E. *Dimidiatæ. Phyllodia ampla, lata, valde obliqua, nervis 3 v. pluribus prominentibus basi latere inferiore confluentibus, inter nervos reticulata.*

Series 2. Botryocephalæ. *Folia bipinnata. Stipulæ parvæ v. O. Capitula globosa, in pedunculo communi ebracteato plures. Species omnes Australienses.*

Series 3. Pulchellæ. *Frutices inermes v. rarius spinis axillaribus armati. Folia bipinnata. Stipulæ parvæ v. O. Capitula globosa v. varius spicæ cylindraceæ, ad axillas v. in racemo terminali pedunculata. Species omnes Australienses.*

Series 4. Gummiferæ. *Arbores v. frutices non scandentes nec aculeati. Folia bipinnata. Stipulæ nonnullæ v. omnes spinescentes. Capitula globosa v. spicæ cylindraceæ, ad axillas v. in racemo terminali brevi pedunculata, rarius paniculata. Species tropicæ v. subtropicæ utriusque orbis.*

Subseries 1. **Summibracteatæ.** *Involucellum annulare sub capitulo ipso v. ab eo parum distans. Capitula globosa. Legumen crassum, turgidum v. rarius planum, non v. vix dehiscens, intus inter semina farctum. Americanæ v. Africanæ, una cosmopolitana.*

Subseries 2. **Medibracteatæ.** *Involucellum in medio pedunculo v. paullo altius v. inferius situm, rarius O. Capitula globosa. Legumen bivalve.*

A. *Heteracanthæ. Spinæ minores recurvæ, auctæ rectæ. Legumen demum turgidum v. subteres. Species gerontogeæ.*

B. *Moniliformes. Spinæ omnes rectæ, v. minores recurvæ. Legumen planum, sæpe crassum, inter semina regulariter constrictum v. depressum. Species gerontogeæ.*

C. *Thyrsifloræ. Spinæ omnes rectæ. Inflorescentia terminalis, subaphylla, simplex. Legumen planum, continuum. Species Africanæ.*

D. *Pubifloræ. Spinæ rectæ. Pedunculi axillares. Flores pubescentes. Legumen planum, continuum. Species gerontogeæ.*

E. *Normales. Spinæ rectæ. Pedunculi axillares. Flores glabri v. parce puberuli. Legumen sæpius planum, valvis tenuibus. Species pleræque Africanæ; paucæ Indicæ, Australicæ v. Mexicano-Texanæ.*

F. *Paniculatæ. Spinæ rectæ. Panicula terminalis, subaphylla. Species Asiaticæ.*

Subseries 3. **Basibracteatæ.** *Involucellum nullum nisi ad basin pedunculi. Spicæ cylindraceæ v. elongatæ, v. in una specie (A. sphærocephala) globosæ. Species Americanæ, Africanæ v. Asiaticæ.*

Series 5. Vulgares. *Arbores v. frutices interdum scandentes. Stipulæ non spinescentes. Aculei infrastipulares sparsi v. O. Folia bipinnata, petiolo sæpissime glandulifero..*

Subseries 1. **Gerontogeæ Spicifloræ.**

A. *Triacanthæ. Aculei terni, infrastipulares cum infrafoliaceo.*

B. *Diacanthæ. Aculei gemini, infrastipulares.*

C. *Ataxacanthæ. Aculei sparsi.*

Subseries 2. **Americanæ Spicifloræ.** *Aculei sparsi v. O.*

Subseries 3. **Americanæ Capitulatæ.**

Subseries 4. **Gerontogeæ Capitulatæ.**

Series 6. Filicinæ. *Frutices inermes, hirsuti v. glabrati. Folia bipinnata petiolo eglanduloso. Flores in capitulo sæpius globoso pedicellati. Species regionis Mexicanæ.*

Précisons qu'une clé détaillée de la *Flora Australiensis* [1864] pour les séries *Botryocephalae, Pulchellae, Phyllodineae* permet la détermination des espèces. Bentham cite au total 432 espèces d'*Acacia*.

Baillon, en 1870, a globalement admis les subdivisions de Bentham, auxquelles il accorde rang de sections. Ayant une conception plus large de ce genre, il propose la création de sections supplémentaires :

section *Lophanta* (tube staminal court),
section *Albizia* (tube staminal long),
section *Zygia* (tube staminal dépassant de beaucoup la corolle).

Ce même auteur considère, d'autre part, que le genre *Vachellia* n'est pas recevable et suggère de créer une section *Vachellia*.

La conception de Baillon n'a pas été retenue. Par contre celle de Bentham est encore considérée comme valable par beaucoup de spécialistes du genre *Acacia*. Taubert (*in* Engler et Prantl., 1894) l'a reprise intégralement. Depuis, un certain nombre d'auteurs ont adopté globalement les principes de cette classification en donnant la prééminence aux caractères végétatifs et en se référant souvent aux groupes de Bentham (Brandis, 1874; Harvey et Sonder, 1894; Gagnepain, 1908-23; Maiden, 1915-19; Cambage, 1915-28; Chevalier, 1928; Black, 1929; Ewart, 1930; Roberty, 1948; Burkart, 1952; Gilbert et Boutique, 1952; Tindale *in* Anderson, 1968...). Notons que Diels et Pritzel ont partiellement critiqué les subdivisions de Bentham [1905] tout en admettant la commodité de leur utilisation. Baker (*in* Hooker, 1879) a repris le principe de ce classement en élargissant toutefois le groupe des *Gummiferae*. Il distingue :

les *Gummiferae Globiferae*,
les *Gummiferae Spicatae*,
les *Vulgares*.

En fait, il place dans les *Gummiferae Spicatae* des espèces à aiguillons infrastipulaires à la suite d'une confusion entre stipules spinescentes et aiguillons infrastipulaires. Une telle classification, à base erronée, ne peut donc être retenue.

Une tentative de révision du genre a été amorcée par Newman en 1933. Cet auteur a tenté d'établir une classification phylogénétique tenant compte plus particulièrement de la structure de l'appareil reproducteur « *which have the advantage of conserving more frequently the vestige of past history* ». Voici ce classement :

— subdivisions primaires :
  I. *Racemoseae* (inflorescence in racemes)
  II. *Constateae* (inflorescence clustered)
  III. *Singulares* (inflorescence single).
— subdivisions secondaires :
  A. *Spicateae* (flowers in cylindrical spikes)
  B. *Oblongae* (flowers in oblong spikes)
  C. *Globulae* (flowers in globular heads).
— subdivisions tertiaires :
  1. *Phyllae* (true leaves; bipinnate in adult of present day)
  2. *Phyllodineae* (petiole without laminae in adult)
  3. *Phyllocladineae* (entire absence of leaves).

Ce type de classification n'a pas été adopté par les auteurs récents. Néanmoins certains d'entre eux, dans diverses flores, établissent des clés de détermination fondamentalement basées sur le type d'inflorescence, sans pour autant faire appel aux groupes de Newman (Andrews, 1952; Torre, *in* Exell et Mendonça, 1956; Hutchinson et Dalziel, 1958; Brenan, 1959; Dale et Greenway, 1961; White, 1962, suivant en cela l'exemple de Cliver, 1871 et Baker, 1926-30).

Il est difficile de donner le nombre d'espèces d'*Acacia* actuellement décrites. Ce nombre est d'ailleurs sans cesse fluctuant au gré des révisions partielles et des mises en synonymie. Nous pensons que ce nombre est vraisemblablement de l'ordre de 900 (cf. Hutchinson, 1964).

BIOGÉOGRAPHIE SOMMAIRE DES ACACIAS

Le genre *Acacia* est largement distribué; il est essentiellement répandu entre le 30° de latitude Nord et le 30° de latitude Sud.

Schmucker [1942] a donné la limite septentrionale approximative des Acacias. Dans 4 cartes que nous groupons dans le dernier chapitre de ce travail, nous indiquons globalement le périmètre d'extension du genre *Acacia* en apportant quelques corrections ou précisions à la carte de Schmucker.

Dans une très grande partie de son aire, le genre *Acacia* est soumis à différentes nuances du bioclimat tropical[6]. On le rencontre aussi sous bioclimats méditerranéen plus ou moins accentué (particulièrement en Australie méridionale), bixérique (Australie orientale, Kenya, Mexique oriental...), subdésertique chaud (Afrique, Arabie, Afghanistan, Pakistan, Australie...), et parfois sous des bioclimats désertique chaud (Sahara, Australie centrale), tempéré (Tasmanie, Tablelands d'Australie orientale) ou équatorial (Amérique, Afrique...).

Les Acacias constituent des éléments déterminants du paysage. Ils apparaissent plus particulièrement dans des formations végétales du type forêt claire, savane arborée, fourrés ou brousse (scrub), steppes arbustives. Dans les déserts chauds, les individus sont très clairsemés. Certains d'entre eux servent ainsi parfois de points de repère pour les caravanes. En forêt dense se maintiennent des espèces lianescentes.

INTÉRÊT ÉCONOMIQUE

Depuis la lointaine antiquité, les Acacias ont été diversement utilisés par l'homme.

Les gommes sont depuis très longtemps connues, notamment pour leurs vertus curatives. Elles sont extraites de très nombreuses

6. Voir la définition des bioclimats selon Bagnouls et Gaussen [1957].

espèces, telles que *A. albida, dealbata, decurrens, drepanolobium, greggii, horrida, laeta, modesta, nilotica, pycnantha, senegal, sieberana, tortilis*... Les tannins des Acacias sont abondamment exploités à partir des gousses et écorces des *A. albida, calamifolia, catechu* (cachou), *dealbata, decurrens, farnesiana, horrida, leucophloea, nilotica, podalyriaefolia,* etc... Les gousses, graines, ou feuilles, sont souvent utilisées comme aliments par certaines peuplades, notamment en Australie, ou données en nourriture au bétail. Parmi ces espèces alimentaires, citons notamment les *A. albida, aneura, angustissima, doratoxylon, giraffae, greggii, leucophloea, nigrescens, oswaldi, pallida, pendula, rivalis.*

Le bois des Acacias, souvent d'excellente qualité, a servi et sert encore pour la fabrication d'armes, d'outils, d'objets divers (statues, objets du culte, notamment chez les Hébreux), ou pour la construction d'habitations et de bateaux. Les bois des *A. acuminata, aneura, berlandieri, binervata, coulteri, doratoxylon, farnesiana, koa, leucophloea, melanoxylon, nilotica, pendula, subporosa, visco* sont très recherchés pour ces usages. Le bois d'*A. jacquemontii* sert de pâte à papier. Les fibres des espèces du groupe « *pennata* » servent à la fabrication de cordages.

On extrait des teintures de certaines espèces. Celles-ci sont de couleur jaune (*A. nilotica, subcaerulea*), noire (*A. catechu, farnesiana, leucophloea*) ou rouge (*A. harpophylla, horrida*).

Signalons enfin l'intérêt ornemental d'un très grand nombre d'espèces (introduction dans les jardins de la Côte d'Azur française et de la Riviera italienne) et l'utilisation possible des fleurs pour l'extraction de parfums (*A. farnesiana, caven*).

MYRMÉCOPHILIE

La myrmécophilie est l'une des particularités biologiques les plus intéressantes du genre *Acacia*. L'existence d'intumescences stipulaires creuses, habitées par des fourmis, est depuis longtemps connue. Le problème s'est posé de savoir si cette dilatation stipulaire a valeur de galle, dilatation locale induite par la présence de l'insecte (voire même de bactéries), ou valeur de pseudogalle, particularité morphologique inscrite dans le patrimoine héréditaire. Schweinfurth [1874] avait déjà bien posé le problème en signalant l'apparition d'intumescences stipulaires sur des *Acacia fistula* (= *A. seyal* var. *fistula*) plantés par ses soins au Caire, donc très loin de l'aire des fourmis commensales. La question a été reprise récemment, après des controverses entre de nombreux auteurs (Keller, 1892; Sjöstedt, 1908; Alluaud et Jeannel, 1914; Bequaert, 1922; Paoli, 1930; Wheeler, 1960...). C'est ainsi que Monod et Schmitt [1968], puis Hocking [1970] ont clairement démontré, par une expérimentation précise, que les intumescences stipulaires ne sont pas provoquées par un agent microbien ou

animal. Elles sont donc bien une particularité héréditaire de certaines espèces. La controverse demeure en ce qui concerne les bénéfices que tirent de cette association les fourmis et les Acacias. Si Monod et Schmitt ne sont pas convaincus que les Acacias myrmécophiles africains et les fourmis aient avantage à être associés, Janzen [1966] est au contraire persuadé que, en ce qui concerne les espèces américaines, Acacias et fourmis tirent un bénéfice réciproque de leur association (coévolution du mutualisme).

BIBLIOGRAPHIE

NOTA. — Un certain nombre de citations des généralités ne sont pas répétées ici et renvoient à la bibliographie des différents articles publiés de 1969 à 1971.

Adanson (M.). 1763. Famille des plantes. 2 vol., Paris. Vol. II.

Andrews (F. W.). 1952. The flowering plants of the Anglo-Egyptian Sudan. Vol. II, pp. 129-163.

Bagnouls (F.) et H. Gaussen. 1957. Les climats biologiques et leur classification. *Annales de Géographie,* n° 355, pp. 193-220.

Bequaert (J.). 1922. Ants in their relations to the plant world. *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.,* XLV, 25 oct. 1922, pp. 333-583, fig. 77-100, pl. XXVI-XXIX.

Cerceau-Larrival (M.-Th.). 1962. Plantules et pollens d'Ombellifères, leur intérêt systématique et phylogénique. Thèse Toulouse, 1960, et *Mém. Mus. Nat. d'Hist. Nat.,* Paris, série B, vol. XIV, 166 p., VI tabl., 36 pl.

Curé (P.). 1945. Carte synthétique des climats de l'Australie. *Documents pour les Cartes des Productions végétales,* série Généralités, T. III, vol. I, art. III, 20 p., 1 carte h.-t.

Dupont (S.). 1968. Épidermes et plantules des Mésembryanthémacées. Systématique, évolution. *Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse,* 104, 1/2, pp. 7-64, et Thèse Toulouse, 1968.

Endlicher (S.). 1836-40. *Genera plantarum secundum ordines naturales disposita. Vindobonae.* Mimosées, p. 1323.

Germain de Saint-Pierre (E.). 1870. Nouveau dictionnaire de botanique. 1 vol. 1388 p., 1 600 fig., Baillière et Fils, Paris.

Hocking (B.). 1970. Insect associations with the swollen thorn acacias. *Trans. Royal Entom. Soc. London,* 122, 7, pp. 211-255, III pl., 16 fig.

Keay (R. W. J.), C. F. A. Onochie et D. P. Stanfield. 1964. Nigerian trees. Vol. II, 495 p., pl. 86-177, Department of forest Research, Ibadan.

Keller (C.). 1892. Neue Beobachtungen über Symbiose zwischen Ameisen und Akasien. *Zool. Anz.,* XV, n° 388, 11 avril 1892, pp. 137-143.

Kuntze (O.). 1891. *Revisio generum plantarum... cum enumeratione plantarum exoticarum in itineribus mundi collectarum.* Pars 1, pp. 156 et seq.

Lamarck (J. B.) et J. L. M. Poiret. 1810. Encyclopédie méthodique. Botanique. Supplément au T. 1, *Acacia* Willd., pp. 59-86, Paris.

Linné (C.). 1747. *Flora zeylanica.* Amsterdam.

Mateu (J.). 1969. Les insectes xylophages des *Acacia* dans les régions sahariennes. Thèse d'Université. Paris.

Matthioli (P. A.). 1565. *Commentariis in 6 libros Pedacii Dioscoridis anazerbei de medica materia,* Venise.

Meher-Homji (V. M.). 1960-63. Les bioclimats du subcontinent indien et leurs types analogues dans le monde. Thèse Toulouse, 1960, et *Documents pour les Cartes des Productions végétales,* série Généralités, T. IV, vol. I, 220 p.

Miller (P.). 1731. The gardener's dictionary : containing the methods of cultivating and improving the kitchen, fruit and flower garden. London.

Monod (Th). 1968. Sur quelques galles africaines d'acacias. *Bulletin de l'I.F.A.N.,* série A, XXX, n° 4, pp. 1302-1333.

Paoli (G.). 1929. Strane abitazioni di una formica su Acacie della Somalia. *Riv. Col. Ital.,* III, n° 5, pp. 474-485, 4 pl.

Paoli (G.). 1930. Contributo allo studio dei rapporti fra le Acacie et le Formiche. *Mem. Soc. Entom. Ital.,* IX, pp. 131-195, 8 fig., pl. IV-X.

Pessonneaux (E.). 1892. Dictionnaire grec-français, 3e édition, 1604 p. Librairie Eugène Belin, Paris.

Rochebrune (A. T. de). 1898-99. Toxicologie africaine. T. II, fasc. 1-2, 500 p., Paris.

Schenck (H.). 1914. Die myrmekophilen *Acacia*-Arten. *Botanische Jahrbücher,* Bd 50, Supplementband, pp. 449-487, 14 fig.

Schmucker (Th.). 1942. La distribution des espèces arborescentes de la zone septentrionale tempérée. *In Silvae Orbis,* n° 4, 156 p., 250 cartes. Centre International de Sylviculture, Berlin.

Schweinfurth (G.). 1874. Im Herzen von Afrika. Reisen und Entdeckungen im Centralen Aequatorial-Afrika Wähund der Jahre 1868 bis, 1871, I, Leipzig-London 1874, xiii+601 p., fig., 1 carte h.-t.; 1875, *idem,* trad. fr. : Au cœur de l'Afrique, 1868-1871, I, Paris, iv+508 p., fig., 1 carte.

Sjöstedt (Y. N. G.). 1908. 8. *Hymenoptera.* 4. Akaziengallen und Ameisen auf den Ostafricanischen Steppen. Biologische Studien, pp. 97-118, pl 6-8, *in :* Wiss. Ergebn. Zool. Exped. Kilimandjaro... Meru... 1905-1906, 2 band, Stockholm, 1910.

Taubert (P.). 1891. *Leguminosae in* A. Engler & K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Guttungen und wichtigeren Arten insbesondere den Nutzpflanzen. Band III, teil 2, *Acacieae,* pp. 108-14, Leipzig.

Torre (A. R.). 1956. *Mimosoideae in* A. W. Exell & F. A. Mendonça. *Conspectus florae angolensis,* vol. II, fasc. II, pp. 254-299, Lisboa.

Tournefort (J. Pitton de). 1719. *Institutiones rei herbariae.* 3e édition dirigée par Ant. de Jussieu à Lyon. 3 vol., T. I, p. 605, pl. 375.

Uphof (J. C. Th). 1968. Dictionary of economic plants. 2e édition, 591 p., J. Cramer, New York.

Verdus (M. C.). 1970. Contribution à l'étude des plantules d'Euphorbiacées. *Trav. Lab. For. Toulouse,* T. I, vol. VIII, 65 p., V pl. h.-t., et Thèse Toulouse, 1970.

Wheeler (W. M.). 1960. Ants, their structure, development and behaviour. New York 1910, réimp. 1960, xxv+663 p., 286 fig.

EXTRAIT DU BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE
T. 105, 1969, PP. 55-111.

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES *D'ACACIA*. ACACIAS AFRICAINS.

par J. VASSAL.

RÉSUMÉ.

Après une étude morphologique de quelques plantules d'Acacias africains appartenant aux séries des *Gummiferae* et *Vulgares* de BENTHAM, l'auteur

— indique les points communs aux différentes espèces (germination phanérocotylaire, nervation cotylédonaire flabellée, présence de poils glanduleux, ...),

— établit une subdivision à partir de différents critères (type de spinescence, mode de succession foliaire, nature du collet, type cotylédonaire etc...).

Il met ainsi en évidence :

l'hétérogénéité de la série des *Vulgares* où se distinguent nettement

- **les espèces du « groupe » *pennata*,**
- **l'*A. ataxacantha*,**
- **un groupe associant les *A. caffra, galpinii, laeta, nigrescens, polyacantha* subsp. *campylacantha* et *senegal*,**

l'originalité de la série des *Gummiferae*, véritable « mosaïque » d'espèces, où des regroupements en lignées distinctes pourraient vraisemblablement être établis.

BUT RECHERCHÉ — HISTORIQUE

Cette note a pour premier but de combler une lacune importante. En effet, les plantules des Acacias africains sont encore très mal connues. On ne possède à leur sujet que de rares renseignements, souvent fragmentaires ou imprécis. En voici un bref inventaire.

CAMBAGE [1915] et plus tard DUKE [1965] ont fourni des descriptions de l'espèce cosmopolite *A. farnesiana* (L.) WILLD. accompagnées de dessin ou de photographies. TROUP, à l'occasion d'une étude sur la silviculture des arbres indiens [1921], a décrit la plantule d'*A. arabica* (LAM.) WILLD[1]. Puis, CAMBAGE a étudié l'ontogénie d'*A. horrida* (L.) WILLD. (espèce cultivée en Australie) dans une publication accompagnée de photographies des différents stades ontogéniques [1928]. Plus récemment, GILBERT et BOUTIQUE ont brièvement décrit les plantules des deux espèces *A. kirkii* OLIV. et *A. silvicola* GILB. et

1. = *A. nilotica* (L.) [WILLD. ex] DEL.

Bout. dans la Flore du Congo Belge et du Ruanda Urundi [1952]. Enfin, Karshon, en 1961, a donné une bonne description, accompagnée de figures, de la plantule d'*A. raddiana* Savi[2].

L'intérêt de la morphologie des plantules est apparu notamment aux Forestiers Africains. C'est ainsi que D. B. Fanshawe a constitué un herbier[3] de plantules d'*Acacia* de Zambie dont les doubles sont déposés à Kew. Mais cette réalisation n'a été accompagnée d'aucune publication.

Nos premiers travaux sur les plantules d'*Acacia* nous ont déjà permis de combler partiellement cette lacune de connaissances. Ainsi, des données sur la morphologie foliaire des *A. albida, seyal, caffra, laeta* et *senegal* ont été publiées en 1965 et 1967. Signalons que des recherches sur l'ontogénie des Acacias sud-africains sont actuellement en cours (K. D. Gordon-Gray, P. J. Robbertse) témoignant de l'intérêt que l'on porte aujourd'hui à une meilleure connaissance du genre *Acacia*.

Les résultats de nos observations seront utilisés pour mettre en évidence les affinités ou dissemblances entre espèces et pourront fournir les matériaux d'une étude ultérieure de taxonomie et phylogénie portant sur l'ensemble du genre *Acacia*.

MATÉRIEL UTILISÉ

Les graines ont été récoltées en Afrique grâce à la collaboration de correspondants. Qu'il nous soit permis ici de remercier notamment M[mes] M. H. Gerber-Schutte (S. Africa) et E. M. Tweedie (Kenya) ainsi que MM. M. Benoit (Cameroun), M. Biholong (Cameroun), J. Bombali (République du Congo), H. D. L. Corby (S. Rhodesia), A. A. Enti (Ghana), D. B. Fanshawe (Zambie), P. L. Giffard (Sénégal), F. Halle (Côte d'Ivoire), T. C. D. Kennan (S. Rhodesia), R. Letouzey (France), J. H. Ross (S. Africa), H. P. v.d. Schyff (S. Africa), M. D. Seck (Mauritanie), H. Tolken (S. W. Africa) pour leur précieux concours. Nous ne saurions oublier de remercier le Professeur J. Leonard à qui nous devons d'avoir pu établir des contacts fructueux avec de nombreux botanistes africains.

A notre demande, nos correspondants nous ont souvent fait parvenir des échantillons de référence (herbier de l'arbre-mère, fruits). Ceux-ci ont été examinés et éventuellement confrontés avec des échantillons d'herbier identifiés par des spécialistes du genre *Acacia*.

---

2. = *A. tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *raddiana* (Savi) Brenan.

3. Nous devons à l'obligeance du D[r] Fanshawe d'avoir pu consulter cet herbier aimablement prêté pendant plusieurs mois.

Un tel examen critique a été, en partie, mené à bien au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris grâce à l'obligeance de M. le Professeur A. Aubreville à qui nous exprimons ici toute notre gratitude. Le Professeur C. Baehni nous avait autorisé à consulter des herbiers d'*Acacia* du Conservatoire Botanique de Genève et prêté quelques échantillons. Enfin, le Dr J. P. M. Brenan a bien voulu authentifier un certain nombre d'espèces d'*Acacia* et faciliter notre travail par le prêt de plusieurs spécimens provenant des Herbiers de Kew. Nous lui sommes très reconnaissant pour cette collaboration précieuse ainsi que pour ses remarques et encouragements.

Pour l'étude critique du matériel de référence, nous avons particulièrement tiré profit des publications de J. P. M. Brenan, K. D. Gordon-Gray, R. W. J. Keay, J. H. Ross et I. C. Verdoorn. Les conceptions taxonomiques de G. Bentham et J. P. M. Brenan servent de base à cette note.

Dans quelques cas, nous avons utilisé des lots de graines sans herbier de référence. Il s'agit alors :

— soit de lots reconnus valables par comparaison de plantules et de graines lorsque l'espèce étudiée comporte au moins un lot se référant à un herbier déjà authentifié,

— soit de lots collectés par des spécialistes du genre *Acacia*.

Les semis ont été réalisés en serres, généralement à la fin du printemps. Les téguments des graines ont été préalablement usés à l'opposé du hile pour favoriser une germination rapide. Le stade cotylédonaire épanoui a pu ainsi être observé dans le courant du mois suivant la mise en germination. Les cultures ont toujours eu lieu en lumière naturelle. Les plantules décrites proviennent pour la plupart de semis personnels (lots marqués AC...). Cependant, grâce à l'amabilité de MM. M. Biholong, J. Bombali et R. Letouzey nous avons pu obtenir quelques plantules (espèces *A. farnesiana*, *kirkii* et *kamerunensis*) provenant en totalité ou partie de semis effectués dans le pays d'origine. D'autre part, M. Cl. Schmitt a bien voulu nous autoriser à utiliser ses observations personnelles sur les jeunes plantules des *A. drepanolobium* et *seyal* var. *fistula* pour compléter notre propre documentation.

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Ces espèces sont toutes africaines à l'exception d'*A. farnesiana* qui est cosmopolite. Elles sont présentées en 2 groupes (*Gummiferae* et *Vulgares*) suivant la conception de Bentham.

Série des Gummiferae.

1. *A. abyssinica* [Hochst. ex] Benth. subsp. *calophylla* Brenan
   *S. Rhodesia, distr. Melsetter, coll. H. D. L. Corby, 10-12-1966, réf. Herb. 1683, dét. H. D. L. Corby et J. P. M. Brenan, plantules AC 578.

2. *A. drepanolobium* [Harms ex] Sjöstedt
   *Éthiopie, Maji, coll. F. Halle, 1966, dét. F. Halle, plantules AC 664.
   *Kenya, ? ?, dét. et semis Cl. Schmitt.

3. *A. farnesiana* (L.) Willd.
   *Cameroun, Yaoundé, près école urbaine, coll. M. Benoit, 18-6-1966, réf. Herb. 12119, dét. M. Biholong, plantules 12119 et AC 534.
   *Italie, Istituto Botanico, Roma, 1961, dét. J. Vassal, plantules AC 26, AC 433.
   *Portugal, Jard. Bot. Univ., Coimbra, 1961, dét. J. Vassal, plantules AC 23, AC 246, AC 431.

4. *A. gerrardii* Benth. var. *gerrardii* Brenan
   *S. Rhodesia, distr. Goromonzi, coll. H. D. L. Corby, 21-12-1966, réf. Herb. 1700, dét. H. D. L. Corby, plantules AC 579.
   *S. Africa, Ashburton, Natal, coll. J. H. Ross, 7-1967, dét. J. H. Ross, plantules AC 619.

5. *A. giraffae* Burch.
   *S. Rhodesia, Redbank, Nyamandhlovu, coll. T. C. D. Kennan, 20-7 1967, réf. Herb. MRSH 4307, dét. T. C. D. Kennan, plantules AC 621.
   *S.W. Africa, Gobabis, coll. H. Tolken, 4-1966, dét. H. Tolken et J. Vassal, plantules AC 665.

6. *A. hebeclada* D. C.
   *S. Africa, Botanic Garden, Pretoria, coll. H. Schutte-Gerber, 6-6-1966, réf. Herb. 61, dét. H. Gerber-Schutte, plantules AC 519, AC 537.
   *S.W. Africa, Gobabis, coll. H. Tolken, 4-1966, réf. Herb. sans n°, dét. H. Tolken, plantules AC 666.

7. *A. hockii* de Wild.
   *Kenya, coll. E. M. Tweedie, 2-1966, réf. Herb. sans n°, dét. E. M. Tweedie, plantules AC 491.
   *Kenya, coll. E. M. Tweedie, 6-1966 réf. Herb sans n°, dét. E. M. Tweedie, plantules AC 623.

8. *A. karroo* Hayne
   *S. Rhodesia, distr. Goromonzi, coll. H. D. L. Corby, 21-12-1966, réf. Herb. 1701, dét. H. D. L. Corby, plantules AC 580.
   *S. Africa, distr. Pretoria, prov. Transvaal, coll. H. Gerber-Schutte, 8-1966, dét. H. Gerber-Schutte, plantules AC 539.
   *Australie, Botanic Garden, Adélaïde, coll. R. Swinbourne, 16-2-1967, réf. Herb. 1467, dét. R. Swinbourne, plantules AC 587.

9. *A. kirkii* Oliv. subsp. *kirkii*
   *République du Congo (Léopolville) Plateau de l'Isalowe, coll. J. Bombali, 14-4-1966, réf. Herb. 2070, dét. J. Bombali-J. Vassal, plantules 9656 (semis I.N.E.A.C.) et AC 540.

10. *A. lahai* [Steud. et Hochst. ex] Benth.
    *Kenya, coll. E. M. Tweedie, 3-1966 et 5-1966, réf. Herb. sans n°, dét. E. M. Tweedie, plantules AC 543 et AC 624.

11. *A. luederitzii* Engl. var. *retinens* (Sim) Ross et Brenan
*Afrique du Sud, Cult. Union Buildings Garden, Pretoria, coll. H. Gerber-Schutte, 22-6-1966, réf. gousses, dét. H. Gerber-Schutte, plantules AC 625 et AC 542.

12. *A. macrothyrsa* Harms
*Rhodésie du Sud, distr. Umtali, coll. H. D. L. Corby, 9-1-1967, réf. Herb. 1721, dét. H. D. L. Corby, plantules AC 581 et AC 626.

13. *A. nilotica* (L.) [Willd. ex] Del. subsp. *adstringens* (Schumach. et Thonn.) Roberty
*Mauritanie, dépressions humides du Diéri, coll. M. D. Seck, 1964, réf. gousses, dét. M. D. Seck et J. Vassal, plantules AC 461.

14. *A. nilotica* (L.) [Willd. ex] Del. subsp. *kraussiana* (Benth.) Brenan
*Afrique du Sud, Natal, coll. Bews Botanical Laboratories, Pietermaritzburg 1964, réf. gousses, dét. J. Vassal, plantules AC 462.
*Rhodésie du Sud, distr. Melsetter, coll. H. D. L. Corby, 7-12-1966, herb. réf. 1673, dét. H. D. L. Corby, plantules AC 582.

15. *A. rehmanniana* Schinz
*Rhodésie du Sud, distr. Marandellas, coll. H.D.L. Corby, 18-12-1966, réf. Herb. 1695, dét. H. D. L. Corby, plantules AC 583.

16. *A. robusta* Burch.
*Afrique du Sud, Wonderboom Poort, coll. H. Gerber, 22-7-1964, réf. gousses, dét. H. Gerber-Schutte, plantules AC 518 et AC 586.
*Afrique du Sud, Warmbaths, coll. H. P. v. d. Schyff, 3-5-1963, dét. H. P. v. d. Schyff, plantules AC 468.

17. *A. seyal* Del. var. *fistula* (Schweinf.) Oliv.
*Kenya, Kerio valley, Chebloch, coll. E. M. Tweedie, 28-1-1968, réf. Herb. sans n°, dét. E. M. Tweedie, plantules AC 661.
*Ethiopie, coll. et semis Cl. Schmitt.

18. *A. seyal* Del. var. *seyal*
*Mauritanie, zones argilo-sableuses, coll. M. D. Seck, 1964, réf. gousses, dét. M. D. Seck et J. P. M. Brenan, plantules AC 473.
*Ghana, Zuarungu Road (riverside), Bolgatanga, coll. A. A. Enti, 4-2-1966, réf. Herb. G. C. 35302, dét. J. P. Brenan et A. A. Enti, plantules AC 479 et AC 538.

19. *A. sieberana* D. C. var. *villosa* A. Chev.
*Ghana, mile 221, Kumasi-Tamale Road, coll. A. A. Enti, 18-1-1966, réf. Herb. G. C. 35294, dét. A. A. Enti, plantules AC 485 et AC 555.

20. *A. sieberana* D. C. var. *woodii* (Burtt Davy) Keay et Brenan
*Zambie, Katondwe, coll. D. B. Fanshawe, 13-11-1966, réf. Herb. sans n°, dét. D. B. Fanshawe, plantules AC 553.
*Rhodésie du Sud, distr. Marandellas, coll. H. D. L. Corby, 3-12-1966, réf. Herb. 1669, dét. H. D. L. Corby, plantules AC 584.

21. *A. tortilis* (Forsk.) Hayne subsp. *heteracantha* (Burch.) Brenan
*Afrique du Sud, Onderstepoort, coll. H. Gerber-Schutte et J. Vahrmeyer, 26-6-1964, réf. gousses, dét. H. Gerber-Schutte et J. Vahrmeyer, plantules AC 556.
*Rhodésie du Sud, Tuli Experiment Station, coll. T. C. D. Kennan,

30-6-1967, réf. Herb. MRSH 4299, dét. T. C. D. KENNAN, plantules AC 633.

22. *A. tortilis* (FORSK.) HAYNE subsp. *raddiana* (SAVI) BRENAN var. *raddiana*
*Mauritanie, zones argileuses ou argilo-sableuses, coll. M. D. SECK, 1964, réf. gousses, dét. M. D. SECK et J. VASSAL, plantules AC 466 et AC 561.
*Mauritanie, Piste Rosso-Boutilimit, à 20 km de Rosso, coll. M. D. SECK, 13-8-1963, réf. Herb. sans n°, dét. M. D. SECK et J. VASSAL, plantules AC 513.

SÉRIE DES VULGARES.

23. *A. ataxacantha* D. C.
*Afrique du Sud, Ashburton, Natal, coll. J. H. Ross, 6-1967, dét. J. H. Ross, plantules AC 635.

24. *A. brevispica* HARMS subsp. *brevispica*
*Kenya, West Pokot area, North of Kitale, coll. E. M. TWEEDIE, 8-1966, réf. Herb. sans n°, dét. E. M. TWEEDIE, plantules AC 563.

25. *A. brevispica* HARMS subsp. *dregeana* (BENTH.) BRENAN
*Afrique du Sud, cult. Union Buildings Gard., Meintjes Kop, Pretoria, coll. H. GERBER-SCHUTTE, 14-6-1966, réf. Herb. 62, dét. J. P. M. BRENAN, plantules AC 576.
*Afrique du Sud, Natal, coll. J. H. Ross, 1967, dét. J. H. Ross, plantules AC 636.

26. *A. caffra* (THUNB.) WILLD.
*Afrique du Sud, Natal, coll. Bews Botanical Laboratories, Pietermaritzburg, 1964, réf. gousses, dét. J. H. Ross, plantules AC 395 et AC 639.

27. *A. galpinii* BURTT DAVY
*Rhodésie du Sud, Matopos Research Station, coll. T. C. D. KENNAN, 8-6-1967, réf. Herb. MRSH 4294, dét. T. C. D. KENNAN, plantules AC 641.
*Afrique du Sud, coll. Ets Versepuy, Le Puy, France, 1965, dét. J. VASSAL, plantules AC 642.
*Malawi, Lilongwe, coll. Forestry Department, Limbe, 1962, dét. J. VASSAL, plantules AC 280 et AC 440.

28. *A. kamerunensis* GANDOGER
*Cameroun près des usines Bastos, Yaoundé, coll. M. BENOIT, 16-7-1966, réf. Herb. 12118, dét. J. VASSAL, plantules 12118 (semis M. BIHOLONG).

29. *A. laeta* [R. BR. ex] BENTH.
*Egypte, Orman Botanic Garden, 1964, dét. J. VASSAL, plantules AC 403.

30. *A. nigrescens* OLIV.
*Afrique du Sud, Tolwe, Transvaal, coll. H. P. v. d. SCHYFF, 3-5-1963, dét. H. P. v. d. SCHYFF, plantules AC 651.
*Afrique du Sud, coll. Ets Versepuy, Le Puy, France, 1967, dét. J. VASSAL, plantules AC 650.

31. *A. polyacantha* WILLD. subsp. *campylacantha* ([HOCHST. ex] A. RICH.) BRENAN
*Rhodésie du Sud, distr. Melsetter, coll. H. D. L. CORBY, 10-12-1966, réf. Herb. 1688, dét. H.D.L. CORBY, plantules AC 585 et AC 653.

*Zambie, Katondwe, coll. D. B. Fanshawe, 13-11-1966, réf. Herb. sans n°, dét. D. B. Fanshawe, plantules AC 655.
*Zambie, coll. D. B. Fanshawe, 1966, dét. D. B. Fanshawe et J. Vassal, plantules AC 504.

32. *A. senegal* (L.) Willd.
*Mauritanie, région Rosso-Nouakchott, coll. M. D. Seck, 1964, réf. gousses, dét. M. D. Seck, plantules AC 500 et AC 407.
*Sénégal, Parc Forestier de Hann, Dakar, coll. Service des Eaux et Forêts et Chasses, 1963, dét. P. L. Giffard, plantules AC 298, AC 410 et AC 502.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CRITÈRES UTILISÉS

Notre but n'est pas de réaliser une monographie complète de la plantule pour chaque espèce étudiée. Nous avons plutôt sélectionné des critères susceptibles de mettre en évidence les affinités ou dissemblances entre espèces. Nous faisons intervenir à la fois des critères qualitatifs et quantitatifs dans la mesure où ceux-ci se complètent utilement. Il nous a paru, en effet, trop imprécis d'indiquer par exemple, « épicotyle court » ou « épicotyle long », sans indications numériques.

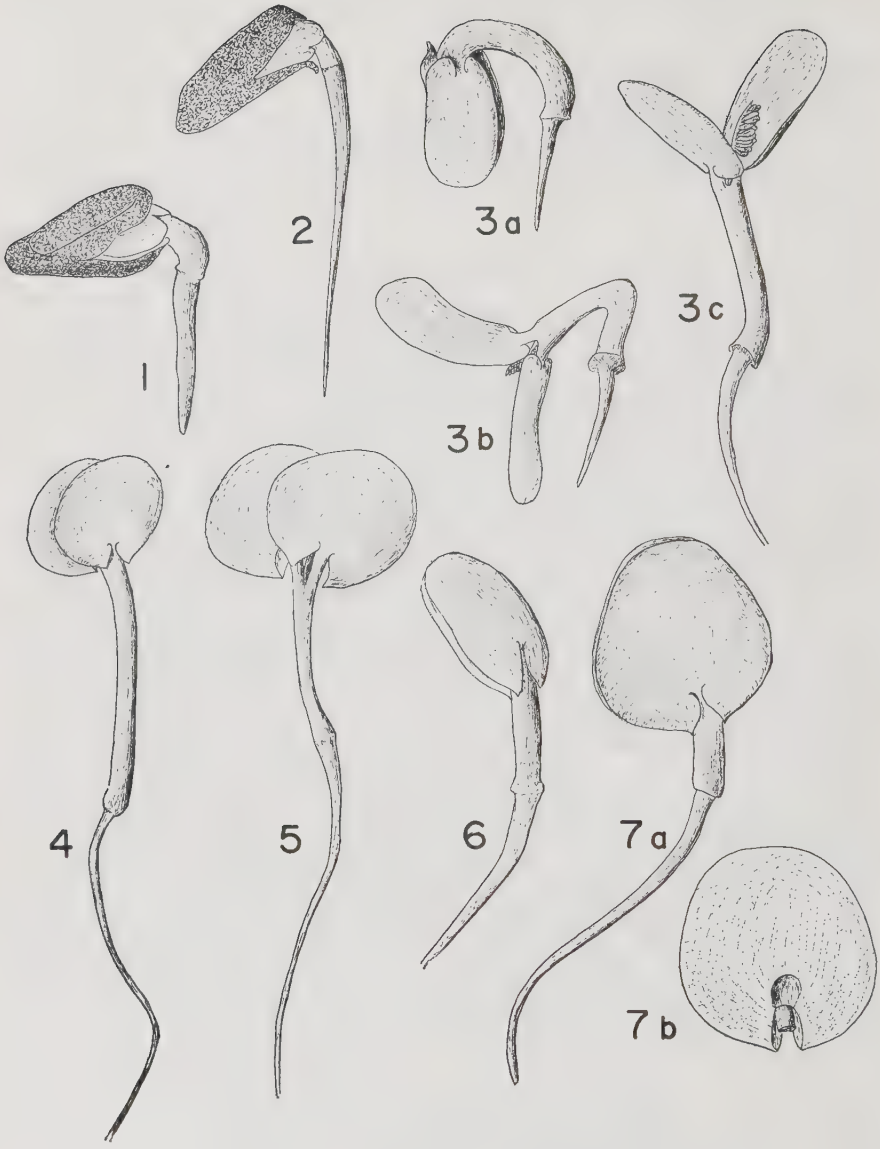
On peut ici poser le problème de l'influence éventuelle du milieu de culture sur la morphologie des plantules d'*Acacia*. Nous n'excluons pas que le plus ou moins grand développement des entre-nœuds ou des épicotyles, par exemple, puisse être en relation avec les conditions du milieu. C'est pour cela que nous proposons les données quantitatives absolues à titre indicatif et que nous préférons, lorsque cela paraît souhaitable, utiliser des rapports entre ces valeurs. Les observations n'ayant pas toujours porté sur un nombre suffisant d'individus, les valeurs de ces rapports seront donc approchées. Du point de vue qualitatif, il ne semble pas que l'influence du milieu soit considérable. Nous avons comparé en effet des plantules provenant de semis personnels avec des plantules appartenant aux mêmes espèces ayant germé dans leur pays d'origine (*A. kirkii*, *A. farnesiana*, espèces de l'Herbier Fanshawe) : celles-ci sont apparues très semblables.

MORPHOLOGIE DES PLANTULES[4]

I. TYPE DE GERMINATION

Pour caractériser le type de germination, la terminologie de Duke [1965] paraît la plus judicieuse. Cet auteur distingue en effet :

4. Nous remercions Mme Barbaste et M. Llubes pour leur précieuse collaboration technique.



PLANTULES AU STADE COTYLÉDONAIRE (× 1,5).

FIG. 1 : *A. farnesiana.* — FIG. 2 : *A. caffra.* — FIG. 3 a, b, c : *A. seyal var. seyal.* — FIG. 4 : *A. caffra.* — FIG. 5 : *A. senegal.* — FIG. 6 : *A. galpinii.* — FIG. 7 a, b : *A. nigrescens.*

le type *phanérocotylaire* où les cotylédons s'échappent de la testa durant la germination,

le type *cryptocotylaire* où les cotylédons demeurent dans la testa après la germination.

Toutes les espèces d'Acacias africains étudiées présentent une germination de type *phanérocotylaire*. Les cotylédons se dégagent des téguments de la graine (*fig.* 1, 2) et viennent s'épanouir au-dessus du sol tandis que l'hypocotyle s'allonge et se redresse totalement (*fig.* 3 *a, b, c*).

II. PLANTULES AU STADE COTYLÉDONAIRE

Nous considèrerons les plantules au stade où l'hypocotyle est complètement redressé. Les cotylédons, alors totalement chlorophylliens, ont atteint leurs dimensions maximales et finissent de s'épanouir (*fig.* 3 *c*). Toutefois cet épanouissement n'a pas lieu si le pétiole cotylédonaire est nul ou subnul (*fig.* 11).

Notons qu'à ce stade, la racine est déjà profondément enfoncée dans le sol.

A. Collet.

— Chez les Acacias *Gummiferae*, le collet est marqué par une crête annulaire souvent particulièrement saillante (*fig.* 1, 3, 9, 10 *a*). Cette saillie est toutefois moins nette chez *A. giraffae* et *A. sieberana* var. *woodii*.

— Chez les Acacias *Vulgares*, 2 cas peuvent se présenter :

1. Chez les *A. caffra, galpinii, laeta, nigrescens, polyacantha* subsp. *campylacantha, senegal*, le collet est marqué soit par un élargissement d'importance variable (*fig.* 5), soit par une crête annulaire plus ou moins nette (*fig.* 6). Dans ce même groupe d'espèces, le collet peut n'être repérable que par la nette différence de diamètre des organes hypocotylaire et racinaire (*fig.* 4, 7 *a*).

2. Le collet peut être très légèrement renflé chez les *A. ataxacantha* (*fig.* 8), *brevispica* subsp., *brevispica* et subsp. *dregeana* et *kamerunensis*. Mais, lorsqu'il existe, ce léger renflement s'estompe assez vite et n'est pratiquement plus sensible dès qu'apparaissent les deux premières feuilles. Il arrive alors que la distinction hypocotyle-racine ne puisse se faire que d'après la couleur des organes (l'hypocotyle devient chlorophyllien, la racine brunit) ou grâce à l'émergence de radicelles sur la racine.

B. Hypocotyle.

Toutes les plantules des Acacias *Vulgares* et *Gummiferae* présentent un hypocotyle développé puisque, nous l'avons vu, les cotylé-

dons s'épanouissent au-dessus du sol. La longueur de l'hypocotyle a été mesurée. Les valeurs extrêmes relevées dans chaque espèce sont reportées dans le tableau de la page (12). Aucune distinction entre *Vulgares* et *Gummiferae* ne paraît possible d'après ce critère. On peut cependant retenir que la longueur de l'hypocotyle des Acacias africains observés varie de 0,4 à 4,4 cm.

C. Cotylédons.

1. **Situation respective, passage hypocotyle-épicotyle.**

D'une manière générale, les cotylédons sont opposés. La base légèrement engainante de leurs pétioles détermine nettement la limite entre l'épicotyle et l'hypocotyle ou entre la tige et l'hypocotyle lorsque l'épicotyle est nul (*fig.* 10 *b*). Même lorsque le pétiole cotylédonaire est subnul, on constate une légère saillie au niveau de son insertion (*fig.* 11).

Toutefois chez *A. ataxacantha,* les cotylédons peuvent être subopposés; par ailleurs les pétioles cotylédonaires ne sont pas engainants : l'épicotyle et l'hypocotyle sont ainsi en continuité.

2. **Couleur, consistance.**

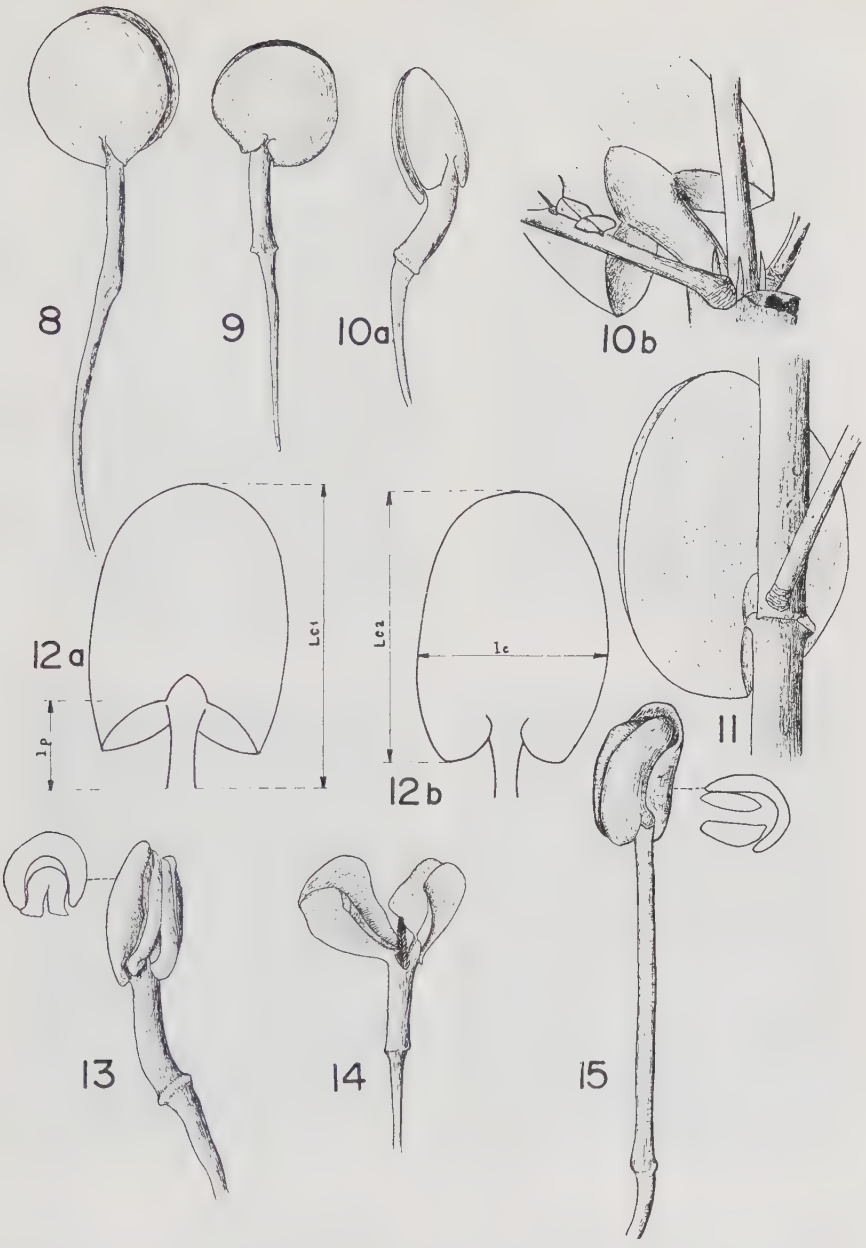
Après s'être dégagés de la coque tégumentaire, les cotylédons deviennent chlorophylliens sur leurs deux faces. Leur consistance est charnue (voir les valeurs des épaisseurs des cotylédons).

3. **Dimensions, forme, pétiole cotylédonaire.**

Dans le tableau de la page (12) sont reportées les valeurs extrêmes de longueur, largeur et épaisseur des cotylédons. Il ne nous a pas paru possible de distinguer des types cotylédonaires d'après ces données; celles-ci sont fournies ici à titre indicatif. La base des cotylédons présente deux lobes qui, sur leur face interne, sont amincis en biseau vers le bord du limbe (*fig.* 7 *b*, 10 *b*). Sur la face interne des cotylédons, apparaît toujours une aire légèrement creusée, de forme un peu ogivale ou arrondie, au contact de l'insertion du pétiole cotylédonaire sur le limbe (*fig.* 7 *b*, 10 *b*, 11). D'une manière générale, le limbe s'inscrit globalement dans une ellipse plus ou moins large (clichés II, III, IV), parfois un peu oblongue (cliché I). Le pétiole est de longueur variable, parfois même nul.

Comme il est difficile de rendre compte qualitativement des variations de proportions des cotylédons, il a paru nécessaire d'exprimer celles-ci quantitativement.

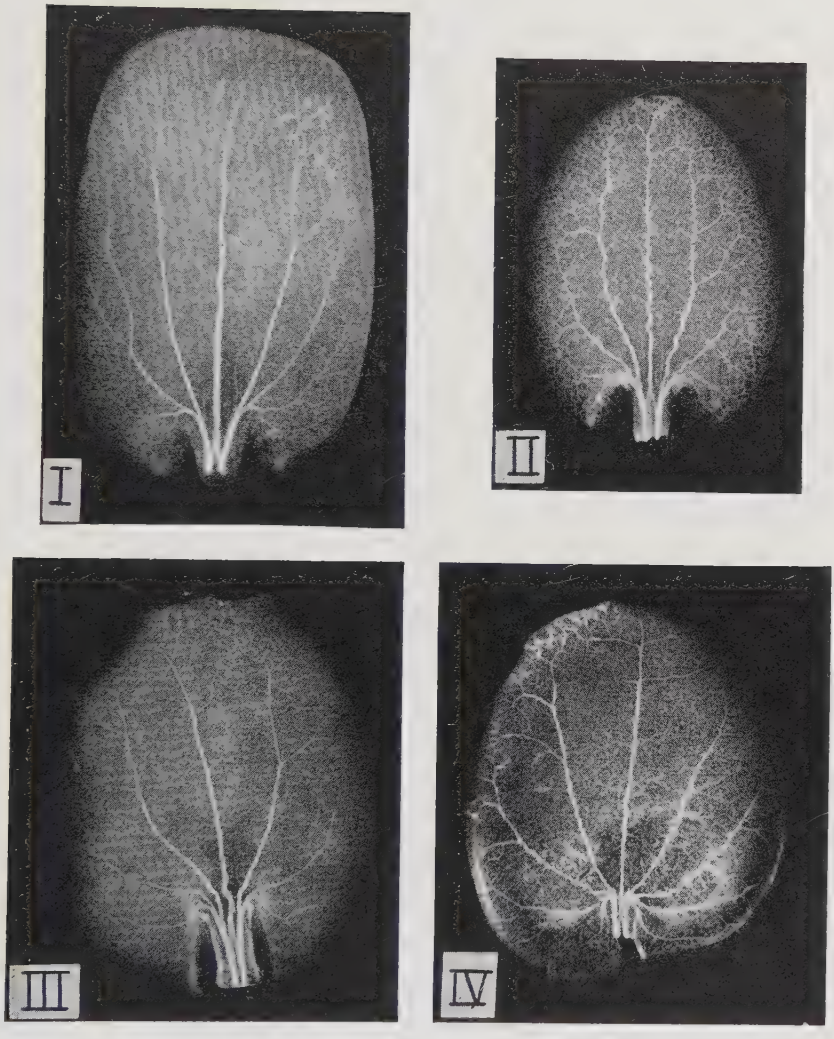
Pour cela, les rapports $\frac{\text{Longueur du limbe}}{\text{Largeur du limbe}}\left(\frac{Lc2}{lc}\right)$ et $\frac{\text{Longueur totale du cotylédon}}{\text{Longueur du pétiole cotylédonaire}}\left(\frac{Lc1}{lp}\right)$ ont été établis, pour cha-



PLANTULES AU STADE COTYLÉDONAIRE.

FIG. 8 : *A. ataxacantha* (× 1,5). — FIG. 9 : *A. luederitzii var. retinens* (× 1,5). FIG. 10 a : *A. abyssinica subsp. calophylla* (× 1,5). — FIG. 10 b : *A. abyssinica subsp. calophylla* (× 5). — FIG. 11 : *A. brevispica subsp. dregeana* (× 5). — FIG. 12 a, b : Mesures effectuées sur les coylédons pour la réalisation du diagramme. — FIG. 13 : *A. abyssinica* subsp. *calophylla* (× 1,5). — FIG. 14 : *A. nilotica* subsp. *kraussiana* (× 1,5). — FIG. 15 : *A. farnesiana* (× 1,5).

NOM DES ESPECES	Longueur de l'hypocotyle (en mm)	Longueur du limbe cotylédonaire Lc2 (en mm)	Largeur du limbe cotylédonaire lc (en mm)	Epaisseur du cotylédon (en mm)	Lc2/lc	Lcl/lp	Longueur de l'épicotyle (en mm)
1. Acacia abyssinica subsp. calophylla	10-17	8,5-11,4	6,0-8,0	1,4-2,5	1.4-1,8	3,5-4,3	0
2. A. drepanolobium	6-10	8,7-11,4	6,1-7,7	1,0-1,5	1,4-1,7	(2,6)4,1-6,0	(0,4)2,0-6,0
3. A. farnesiana	12-33	10,0-12,2	6,3-8,5	1,0-1,7	1,3-1,8	4,6-9,0(11,0)	0
4. A. gerrardii var. gerrardii	5-16	12,0-17,5	8,5-12,7	1,4-1,8	1,3-1,5	5,4-9,0	1,0-3,0(4,0)
5. A. giraffae	4-12	(9,0)10,0-13,6	(6,3)7,8-12,2	1,7-2,8	1,1-1,4	3,1-5,4	1,5-4,0(6,0)
6. A. hebeclada	7-25	(9,2)10,5-12,5(13,5)	(6,5)8,2-12,2	1,5-2,1	1,1-1,4	3,2-6,5	0-8,0
7. A. hockii	6-15	9,0-11,7	5,0-7,9	0,8-1,2	1,4-1,9	3,0-4,3	2,0-7,0(12,0)
8. A. karroo	7-24	9,0-11,8	7,0-10,0	1,2-1,3	1,1-1,5	3,7-5,5	1-5,0(9,0)
9. A. kirkii subsp. kirkii	10-25	9,7-10,8(12,0)	6,2-6,6(7,6)	0,7-1,0	1,6-1,7	7,0-11,0	0-0,5
10. A. lahai	10-15	6,5-7,0	5,5-6,2	0,7-0,8	1,1-1,2	3,0-3,5	1,5-8,0
11. A. luederitzii var. retinens	7-18	8,6-11,0(12,5)	9,7-11,0	0,7-1,0	0,8-1,1	5,5-10,0	0-1,0
12. A. macrothyrsa	8-22	10,9-15,0	10,5-13,4	0,8-1,1	1,0-1,2	4,7-6,0	0-5,0
13. A. nilotica subsp. adstringens	10-28	(9,4)10,2-12,5	(6,3)7,7-9,6	1,1-1,7	1,1-1,5	3,5-4,0	0-0,5
14. A. nilotica subsp. kraussiana	10-25	10,0-15,5	7,6-12,2	1,3-2,0	1,2-1,4	4,3-5,5	0-(1,0)
15. A. rehmanniana	10-18	12,6-13,3	10,6-11,5	1,2-1,5	1,1-1,3	3,0-3,5	0,5-4,0
16. A. robusta	6-20	12,1-15,2	9,2-13,0	1,5-2,0	1,0-1,4	6,5-14,0	0-1,0
17. A. seyal var. fistula	8-15	8,2-11,0(12,1)	4,6-7,0(8,1)	1,0-1,4	1,5-2,0	4,0-6,0	0
18. A. seyal var. seyal	8-15	10,4-14,5	7,0-9,3	1,1-1,5	1,4-1,8	4,1-6,0	1,0-5,0(8,0)
19. A. sieberana var. villosa	11-27	10,2-13,6	6,7-9,0(10,6)	1,4-2,1(3,0)	1,2-1,5(1,8)	7,6-12,0	# 0-1,0
20. A. sieberana var. woodii	14-44	(14,0)15,0-18,2(19,9)	(6,7)8,7-11,3	1,9-3,0	1,4-1,8(2,0)	4,4-10	# 0-1,0(3,5)
21. A. tortilis subsp. heteracantha	6-22	7,6-9,2	6,1-7,1	0,8-1,3	1,2-1,4	5,3-9,0	# 0-1,0
22. A. tortilis subsp. raddiana	10-22	8,9-12,2	7,0-10,2	1,2-1,7	1,1-1,5	5,3-9,3	0,5-2,0
23. A. ataxacantha	12-28	(8,2) 9,6-11,6(12,2)	(8,1)9,7-11,5(12,5)	1,0-1,6	0,9-1,1	4,0-7,3	12,0-25,0
24. A. brevispica subsp. brevispica	10-20	10,0-10,7	7,1-7,6	1,4-1,9	1,3-1,5	24-70	# 0
25. A. brevispica subsp. dregeana	8-25	7,5-13,7	6,2-11,7	1,2-2,3	1,1-1,3	24-41	0-(8,0)
26. A. caffra	5-20	9,2-10,3	8,9-10,6	1,2-1,4	0,9-1,0	3,5-5,6	6,0-16,0
27. A. galpinii	7-19	11,0-19,0	10,2-15,5	1,2-2,0	1,1-1,3	3,7-6,0	2,0-15,0
28. A. kamerunensis	9-38	6,4-9,0	2,8-4,3(5,5)	0,9-1,0	1,6-1,9(2,1)	9,3-14,0	11,0-20,0
29. A. laeta	17-25	10,5-11,8	8,8-10,9	1,3-1,7	1,1-1,2	4,5-8,0	# 0-1,0
30. A. nigrescens	6-13	14,9-16,5	13,2-15,8	1,7-2,3	1,0-1,1	4,0-6,3	2,0-9,0
31. A. polyacantha subsp. campylacantha	8-12	9,0-12,1	8,5-11,1	1,4-2,0	0,9-1,1(1,3)	2,8-3,6	1,0-4,0
32. A. senegal	7-22	9,5-13,5	10,5-13,7	1,0-1,3	0,8-1,2	2,6-4,3	1,5-12,0



NERVATION COTYLÉDONAIRE (× 5).

I : *A. gerrardii* var. *gerrardii*. — II : *A. giraffae*. — III : *A. galpinii*. — IV : *A. nigrescens*.

que espèce, et combinés dans un diagramme (voir p. (16)). Les figures 12 a et 12 b précisent les parties mesurées.

La longueur totale du cotylédon (Lc1) correspond à la somme longueur du pétiole cotylédonaire + longueur du limbe cotylédonaire au niveau de la nervure principale.

La longueur du limbe (Lc2) est la longueur maximale de celui-ci tenant compte du lobe basal.

Le rapport Lc2/lc permet d'apprécier les proportions du limbe; le rapport Lc1/lp donne une indication sur l'importance relative du pétiole cotylédonaire dans chaque espèce. Les valeurs utilisées pour chacun de ces rapports sont des valeurs moyennes approchées car le nombre de mesures effectuées, par espèce, est souvent inférieur à 30. Ces rapports suffisent cependant à mettre en évidence des différences importantes entre types cotylédonaires..

Les différentes espèces sont affectées d'un numéro correspondant à celui qui est indiqué dans la liste préliminaire du matériel étudié. L'espèce *A. brevispica* (subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana*) ne figure pas dans le diagramme car le pétiole cotylédonaire est subnul.

Analyse du diagramme[5].

L'étude de ce diagramme permet les remarques suivantes :

a. Les *Vulgares* se dissocient en 2 groupes.

Groupe 1. — Les cotylédons ont un limbe large subcirculaire à circulaire (valeur moyenne de Lc2/lc de l'ordre de 0,95 à 1,2) et un pétiole moyen à long (valeur moyenne de Lc1/lp de l'ordre de 6 à 3). Ce groupe associe les espèces *A. ataxacantha* (23), *caffra* (26), *galpinii* (27) (cliché III), *laeta* (29), *nigrescens* (30) (cliché IV, *fig.* 7 b), *polyacantha* subsp. *campylacantha* (31) et *senegal* (32).

Groupe 2. — Les cotylédons ont un pétiole de faibles dimensions. Il est très court chez *A. kamerunensis* (28), subnul chez *A. brevispica* subsp. *brevispica* (valeur moyenne de Lc1/lp de l'ordre de 43) et *A. brevispica* subsp. *dregeana* (valeur moyenne de Lc1/lp de l'ordre de 31) (*fig.* 11). Il y aurait lieu de vérifier sur un plus grand nombre de lots si l'on peut réellement établir une distinction entre les deux espèces *A. kamerunensis* et *brevispica* d'après les proportions du limbe. Les moyennes que nous avons obtenues montrent en effet une nette différence de proportions des limbes, surtout entre *A. brevispica* subsp. *dregeana* (valeur moyenne de

5. Les valeurs extrêmes des rapports Lc2/lc et Lc1/lp sont reportées dans le tableau de la p. (12).

Lc2/lc de l'ordre de 1,2) et *A. kamerunensis* (valeur moyenne de Lc2/lc de l'ordre de 1,8).

b. Les types cotylédonaires des Acacias *Gummiferae* sont très divers. Ceci est bien illustré par l'éparpillement des espèces dans le diagramme. Nous décrirons quelques types particulièrement distincts.

— Le limbe est circulaire à subcirculaire (valeur moyenne de Lc2/lc de l'ordre de 1,0 à 1,1) et le pétiole moyen à long (valeur moyenne de Lc1/lp de l'ordre de 7 à 3) chez les *A. lahai* (10) *macrothyrsa* (12) et *luederitzii* var. *retinens* (11) (*fig.* 9). Les points représentatifs de ces espèces sont situés dans le « nuage » des Acacias *Vulgares* ou s'en rapprochent.

— Le limbe est étroit à moyennement large (valeur moyenne de Lc2/lc de l'ordre de 1,7 à 1,5) et le pétiole assez long (valeur moyenne de Lc2/lp de l'ordre de 4 à 5) chez les *A. seyal* var. *fistula* (17) et var. *seyal* (18) (*fig.* 3 a), *hockii* (7), *abyssinica* subsp. *calophylla* (1) (*fig.* 10 a) et *drepanolobium* (2).

— Le limbe est large à moyennement large (valeur moyenne de Lc2/lc de l'ordre de 1,2 à 1,5) et le pétiole court (valeur moyenne de Lc1/lp de l'ordre de 10) chez les *A. robusta* (16) et *sieberana* var. *villosa* (19).

4. **Structures cotylédonaires aberrantes.**

Quelques structures aberrantes isolées ont été observées.

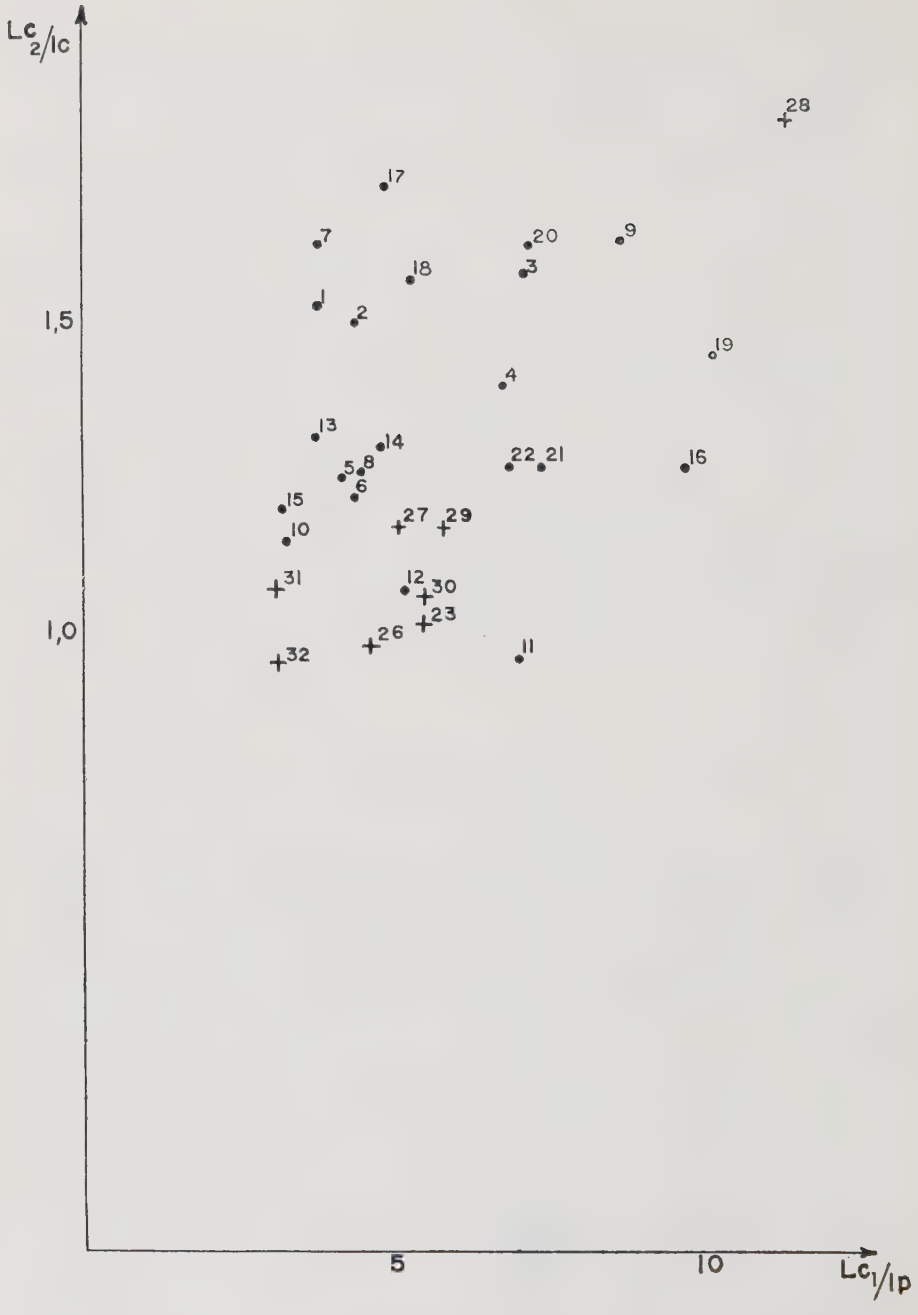
1er cas : la plantule présente normalement 2 cotylédons, mais ceux-ci sont plissés longitudinalement à tel point que le limbe de l'un enveloppe le limbe de l'autre (*A. abyssinica* subsp. *calophylla*, *fig.* 13).

2e cas : la plantule a 2 cotylédons dont le limbe tend à se plisser longitudinalement et à se subdiviser en deux (*A. nilotica* subsp. *kraussiana*, *fig.* 14).

3e cas : La plantule a 3 cotylédons, chacun pourvu d'un pétiole : l'un a un limbe de dimensions normales alors que les deux autres ont un limbe environ deux fois moins important. Ces 2 derniers cotylédons peuvent être bord à bord, dans un même plan, face au cotylédon normal (*A. luederitzii* var. *retinens*) ou face à face, enveloppés par le limbe du 3e cotylédon plissé longitudinalement (*A. farnesiana*, *fig.* 15).

5. **Nervation.**

La méthode d'éclaircissement et de coloration de Fuchs [1963] a été utilisée avec profit pour l'étude de la nervation des cotylédons. Cette méthode nous a permis de constater l'existence d'une nerva-



TYPES COTYLÉDONAIRES.

Dans ce diagramme, les espèces sont affectées d'un numéro correspondant à celui qui leur a été attribué dans la liste du matériel étudié.

● = Acacias *Gummiferae.*

\+ = Acacias *Vulgares.*

tion de type flabellé dans toutes les espèces observées (clichés I, II, III, IV).

La nervation pétiolaire a été plus particulièrement étudiée (*fig.* 16-27). Dans la plupart des cas, on note, à la base du pétiole, deux cordons vasculaires bien individualisés, rarement dissociés en faisceaux élémentaires (*fig.* 16, 17, 21, 22, 23, 25, 27). Ces deux cordons, après un plus ou moins long trajet (en relation avec la longueur du pétiole : comparer à ce sujet les figures 17 et 21), durant lequel ils peuvent provisoirement se fusionner (*fig.* 16, 20), viennent former les nervures du limbe. Deux fractions vasculaires médianes issues de ces deux cordons s'associent pour constituer la nervure médiane du limbe; la fraction externe des deux cordons se dissocie pour donner les nervures latérales s'isolant plus ou moins tôt les unes des autres (*fig.* 17, 19, 21, 23, 25). La fusion des deux faisceaux de la nervure médiane peut s'opérer tardivement (*fig.* 23). On constate parfois une différenciation précoce des nervures médiane et latérales (*fig.* 22, 26) ou seulement latérales dès la base du pétiole (*A. macrothyrsa, fig.* 27).

Au total, malgré quelques particularités des faisceaux pétiolaires susceptibles d'avoir un intérêt au niveau spécifique, la nervation cotylédonaire est, dans l'ensemble, homogène chez les Acacias *Vulgares* et *Gummiferae* observés.

6. Durée des cotylédons[6].

Les cotylédons persistent plus ou moins longtemps sur les plantules des espèces étudiées[7].

Ils persistent en moyenne jusqu'au stade 3e ou 4e feuille chez les *A. ataxacantha, brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana* (cliché XIII), *caffra, kamerunensis, kirkii* subsp. *kirkii, luederitzii* var. *retinens* et *tortilis* subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana.* Chez les *A. drepanolobium, galpinii, karroo, laeta, lahai, polyacantha* subsp. *campylacantha* et *seyal* var. *fistula,* les cotylédons peuvent être présents jusqu'au stade 6e feuille environ. Ils sont susceptibles de durer jusqu'au stade 9e ou 10e feuille chez les *A. farnesiana, macrothyrsa, nigrescens, nilotica* subsp. *adstringens* et subsp. *kraussiana, senegal* et *seyal* var. *seyal* ou au-delà du stade 10e feuille (parfois même 15e feuille) chez les *A. abyssinica* subsp. *calophylla, gerrardii* var. *gerrardii, giraffae, hebeclada, hockii, rehmanniana, robusta* (clichés XI, XII) et *sieberana* var. *woodii.*

---

6. Nous avons considéré comme virtuellement disparus les cotylédons desséchés encore rattachés à la plante.

7. L'espèce *sieberana* var. *villosa* ne sera pas citée dans ce paragraphe, les plantules n'ayant pas dépassé le stade 4e feuille. Nous pouvons simplement préciser qu'à ce stade les cotylédons étaient encore présents.

D. Particularités.

Des excroissances énigmatiques, rigides, situées près de l'insertion des pétioles cotylédonaires ont pu être observées sur deux individus chez *A. giraffae*. Il s'agit dans l'un des cas d'une excroissance isolée, dressée à la base d'un pétiole cotylédonaire (*fig.* 36), dans l'autre cas de 2 excroissances opposées dans un plan perpendiculaire au plan d'insertion des cotylédons.

III. PLANTULES AUX STADES ÉPICOTYLAIRE ET FEUILLÉ

A. Epicotyle.

La longueur de l'épicotyle a été mesurée. Les valeurs extrêmes relevées sont reportées dans le tableau de la p. (12).

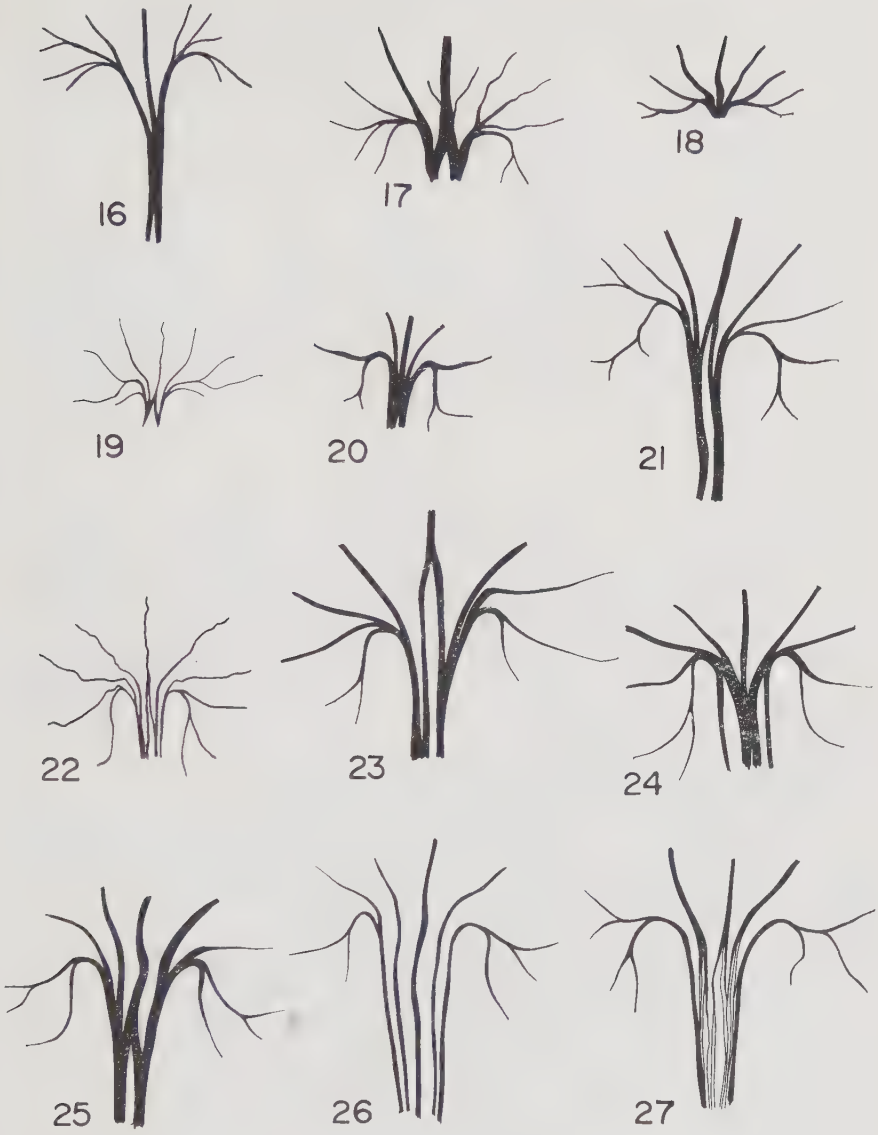
On remarque à l'examen de ces dimensions que l'épicotyle est souvent nul ou subnul chez les Acacias *Gummiferae* (*fig.* 10 b, 52, 53, clichés V, VII, VIII, IX, X). Par contre, lorsqu'il existe, il est en moyenne plus long chez les Acacias *Vulgares* où seules les espèces *laeta* et *brevispica* peuvent avoir un épicotyle nul à subnul (*fig.* 11, cliché XVI). Toutefois, il faut noter que la longueur de l'épicotyle varie de 0 à 8 mm chez *A. hebeclada,* de 2 à 15 mm chez *A. galpinii;* de même l'épicotyle est le plus souvent subnul chez *A. brevispica* subsp. *dregeana* et subsp. *brevispica,* mais un épicotyle de 8 mm est toutefois apparu sur une plantule de la sous-espèce *dregeana.* Le critère « longueur de l'épicotyle » paraît donc difficilement utilisable.

B. Stipules et spinescence chez les Acacias Gummiferae.

Les études des stipules et de la spinescence sont inséparables chez les Acacias *Gummiferae,* car la spinescence est ici d'origine stipulaire.

L'étude ontogénique des Acacias *Gummiferae* africains montre, d'une façon générale, que les stipules, avant d'être épineuses, ont une nervure épaisse, effilée vers l'extrémité et un limbe souvent dissymétrique dont la partie la plus développée se situe du côté de la tige (*fig.* 28). Ce limbe, de forme et de largeur variables (*fig* 29-34), est parfois très mince au point d'apparaître légèrement transparent. Il est constitué de cellules plus hautes que larges et ne renferme apparemment aucune nervure secondaire. Il se réduit peu à peu, plus ou moins précocement suivant les espèces; la stipule ne conserve bientôt que sa nervure épaisse qui tend alors à devenir horizontale et en même temps rigide et piquante (*fig.* 35).

L'apparition de la spinescence stipulaire est tardive chez les *A. hockii, macrothyrsa* et *seyal* (var. *seyal* et var. *fistula*); les stipules peuvent être encore souples, dressées, au-delà du stade



NERVATION DES PÉTIOLES COTYLÉDONAIRES (× 10).

FIG. 16 : *A. hockii.* — FIG. 17 : *A. sieberana var. villosa.* — FIG. 18 : *A. brevispica* subsp. *dregeana.* — FIG. 19 : *A. lahai.* — FIG. 20 : *A. ataxacantha.* — — FIG. 21 : *A. rehmanniana.* — FIG. 22 : *A. nigrescens.* — FIG. 23 : *A. senegal.* — FIG. 24 : *A. macrothyrsa.* — FIG. 25 : *A. galpinii.* — FIG. 26 : *A. polyacantha subsp. campylacantha.* — FIG. 27 : *A. giraffae.*

15e feuille. Chez les *A. lahai* et *luederitzii* var. *retinens*, la spinescence apparaît en moyenne entre les stades 10e et 15e feuilles. Elle se manifeste souvent entre les stades 3e et 7e feuilles dans les espèces *abyssinica* subsp. *calophylla, drepanolobium, farnesiana, gerrardii* var. *gerrardii, hebeclada, karroo, kirkii* subsp. *kirkii, nilotica* subsp. *astringens* et subsp. *kraussiana, rehmanniana, robusta, sieberana* var. *woodii*[8], *tortilis* subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana*.

Enfin chez *A. giraffae*, la spinescence stipulaire peut être déjà sensible dès le stade 1re feuille : ici la stipule ne présente pratiquement jamais de trace de limbe (*fig.* 36).

Sur les jeunes Acacias *Gummiferae*, les épines stipulaires ont une couleur verdâtre ou brunâtre. Des mesures effectuées sur les stipules de la 5e feuille montrent que la longueur de celles-ci varie de 1 à 5 mm environ.

C. Stipules chez les Acacias Vulgares.

L'étude de la nervation des stipules s'est révélée particulièrement intéressante. Celle-ci a été réalisée sur des plantules conservées en alcool, donc débarrassées des pigments chlorophylliens. Ainsi l'observation a pu être possible, à la loupe binoculaire, ou même au microscope dans les meilleurs cas, grâce à un éclairage approprié, sans recours à une technique d'éclaircissement des tissus rendue ici très délicate du fait des faibles dimensions des stipules.

Nous distinguerons 4 groupes d'espèces.

1) *A. galpinii, laeta* et *nigrescens*.

Les stipules sont dans l'ensemble étroitement lancéolées. Elles sont munies, dès le stade 1re feuille, d'une seule nervure et d'un limbe approximativement symétrique de part et d'autre de cette nervure (*fig.* 37-38).

2) *A. caffra, polyacantha* subsp. *campylacantha, senegal*.

Les stipules sont lancéolées mais leur limbe, dont la largeur dépend du nombre de nervures, peut présenter des diverticules aigus, latéraux ou terminaux. Elles sont le plus souvent bi à trinervées au niveau des premières feuilles puis uninervées.

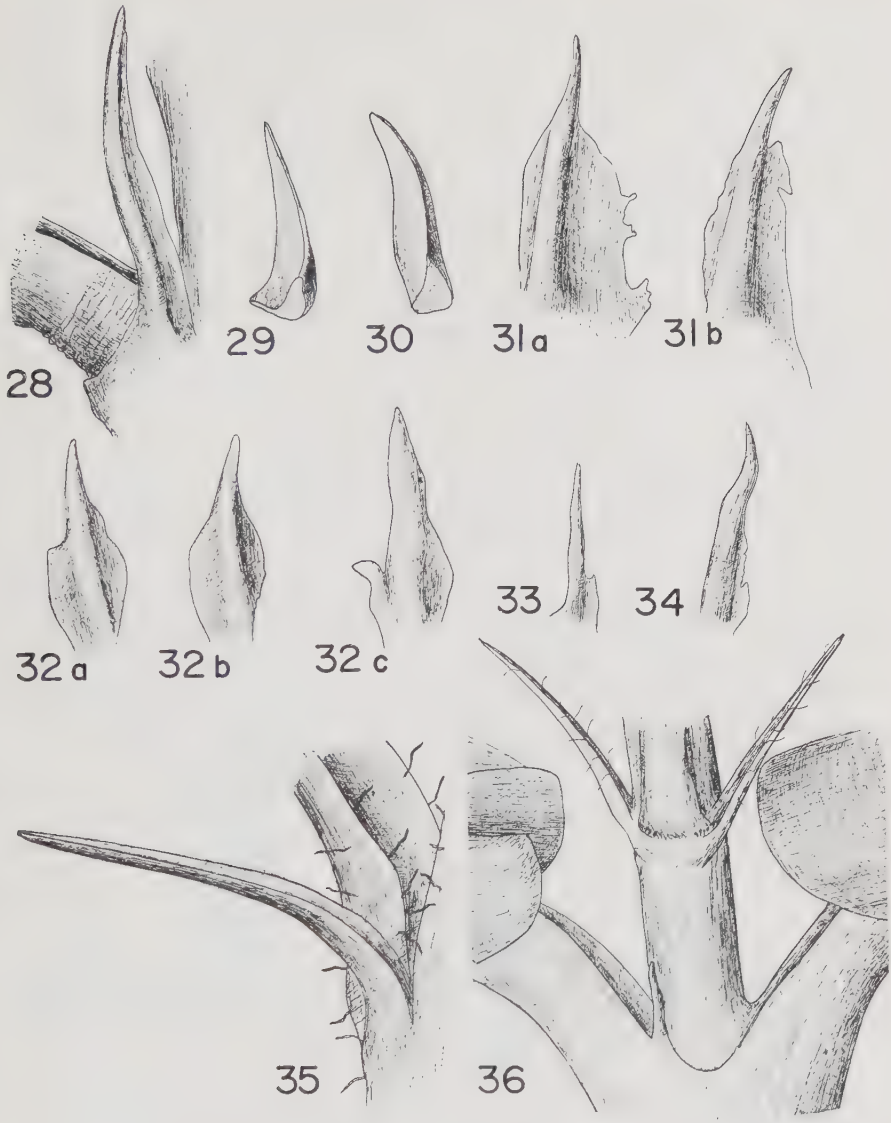
Chez *A. senegal*, deux cas sont possibles :

— les stipules sont uninervées dès la première feuille et restent uninervées (*fig.* 41 a) ;

— les stipules des premières feuilles présentent 2 ou 3 nervures plus ou moins divergentes, parfois légèrement soudées (*fig.* 41 b,

---

8. La plantule de la variété *villosa* n'a pas été suivie au-delà du stade 4e feuille, aussi ne disposons-nous à son sujet d'aucun document concernant la date d'apparition de la spinescence stipulaire.



SPINESCENCE STIPULAIRE CHEZ LES ACACIAS GUMMIFERAE.

FIG. 28 : *A. karroo,* niveau 1re feuille (× 20). — FIG. 29 : *A. tortilis* subsp. *heteracantha,* niveau 1re feuille, face interne (× 20). — FIG. 30 : *A. sieberana* var. *woodi,* niveau 1re feuille, face interne (× 20). — FIG. 31 : *A. hebeclada,* a : niveau 3e feuille; b : niveau 4e feuille (× 20). — FIG. 32 : *A. abyssinica* subsp. *calophylla,* a : niveau 5e feuille; b : niveau 6e feuille; c : niveau 7e feuille (× 20). — FIG. 33 : *A. drepanolobium,* niveau 3e feuille (× 20). — FIG. 34 : *A. gerrardii* var. *gerrardii,* niveau 6e feuille (× 20). — FIG. 35 : *A. karroo,* niveau 4e feuille (× 20). — FIG. 36 : *A. giraffae* (× 8).

c. e. f) puis sont remplacées par des stipules uninervées à partir de la 5e feuille (*fig.* 41 d) ou plus tardivement (*fig.* 41 g).

Chez les *A. caffra* et *polyacantha* subsp. *campylacantha*, les stipules peuvent être munies de 2 à 3 nervures, parfois légèrement soudées jusqu'aux stades 5e-6e feuilles environ, stades au-delà desquels les stipules sont uninervées. Les stipules à une nervure peuvent toutefois apparaître dès les stades 3e-4e feuilles (*fig.* 39, 40 ab).

3) *A. brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana, kamerunensis.*

Les stipules sont lancéolées (étroites ou larges) ou ovales larges. Au stade 1re feuille (ou parfois même au stade 2e feuille), les stipules présentent une nervure principale, accompagnée ou non d'une ou deux nervures plus courtes divergeant à partir de la base de la stipule (*fig.* 42 a, 43 a).

Les stipules qui apparaissent et se maintiennent par la suite présentent des nervures parallèles ou un peu divergentes, parfois ramifiées, en nombre croissant (*fig.* 42 b, 43 b, 44).

4) *A. ataxacantha.*

Au niveau des premières feuilles, les stipules ont une nervure principale ramifiée et plusieurs nervures plus courtes également ramifiées, un peu divergentes à partir de la base de la stipule. La stipule est alors lancéolée large, à limbe symétrique ou légèrement dissymétrique par rapport à la nervure principale (*fig.* 45 a, b). Par la suite, la stipule devient dissymétrique (la partie la plus étroite du limbe se situant du côté de la tige) mais conserve un type de nervation assez analogue à celui des premières feuilles (*fig.* 45 c).

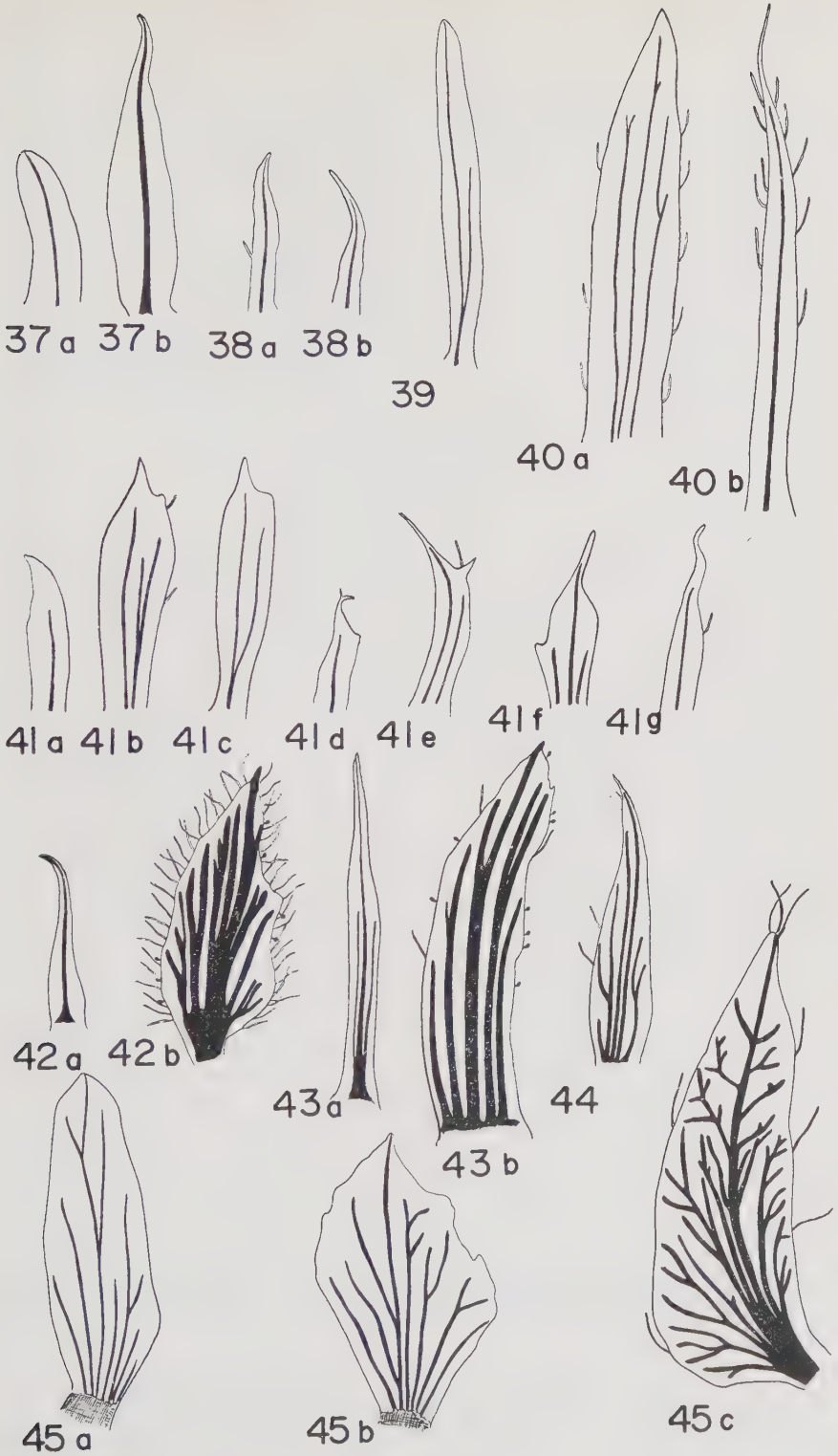
D. Spinescence chez les Acacias Vulgares.

Nous avons vérifié, par la méthode d'éclaircissement et de coloration des tissus conducteurs citée plus haut (méthode de Fuchs) que la spinescence des tiges, rachis et pétioles est due ici à des

---

Stipules des Acacias Vulgares (× 20).

Fig. 37 : *A. galpinii*, a : niveau 1re feuille; b : niveau 8e feuille. — Fig. 38 : *A. laeta*, a : niveau 1re feuille; b : niveau 9e feuille. — Fig. 39 : *A. caffra*, niveau 1re feuille. — Fig. 40 : *A. polyacantha* subsp. *campylacantha*, a : niveau 1re feuille; b : niveau 4e feuille. — Fig. 41 : *A. senegal*, a, b, c : niveau 1re feuille; d, f : niveau 5e feuille; e : niveau 4e feuille; g : niveau 10e feuille. — Fig. 42 : *A. brevispica* subsp. *brevispica*, a : niveau 2e feuille; b : niveau 5e feuille. — Fig. 43 : *A. brevispica* subsp. *dregeana*, a : niveau 1re feuille; b : niveau 5e feuille. — Fig. 44 : *A. kamerunensis*, niveau 5e feuille. — Fig. 45 : *A. ataxacantha*, a : niveau 1re feuille; b : niveau 2e feuille; c : niveau 7e feuille.


37a
37b
38a
38b
39
40a
40b
41a
41b
41c
41d
41e
41f
41g
42a
42b
43a
43b
44
45a
45b
45c

excroissances superficielles non vascularisées se détachant assez facilement (*fig.* 46), c'est-à-dire à des aiguillons.

D'après le type de spinescence, on peut distinguer 2 groupes d'espèces :

— l'un associe les *A. ataxacantha, brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana* et *kamerunensis,* à aiguillons épars pouvant apparaître dès le 3e ou le 4e entre-nœud de la tige et sur les rachis et pétioles dès la 4e ou la 5e feuille (*fig.* 46, 61 b) ;

— l'autre associe les *A. caffra, galpinii, laeta, nigrescens, polyacantha* subsp. *campylacantha* et *senegal* présentant à la fois des aiguillons épars plus ou moins fréquents et 2 ou 3 aiguillons près de l'insertion de la feuille (*fig.* 47, 48, 49).

Dans ce 2e groupe, nous considèrerons séparément les deux types d'aiguillons.

1. **Aiguillons épars sur les entre-nœuds, pétioles et rachis.**

Ces aiguillons peuvent être fréquents chez *A. caffra* et *A. polyacantha* subsp. *campylacantha.* Ils se manifestent parfois dès le 3e entre-nœud et à partir de la 4e feuille chez *A. caffra;* toutefois leur existence n'a pas été décelée avant le 8e entre-nœud et la 7e feuille chez *A. polyacantha* subsp. *campylacantha.*

Ces mêmes aiguillons sont plus rares chez les *A. galpinii, laeta* et *nigrescens.* Précocement décelables chez *A. nigrescens* à partir du 2e entre-nœud et de la 4e feuille, ils sont par contre plus tardifs chez *A. galpinii* (à partir du 5e entre-nœud et de la 6e feuille) et *A. laeta* (à partir du 8e entre-nœud et de la 6e feuille).

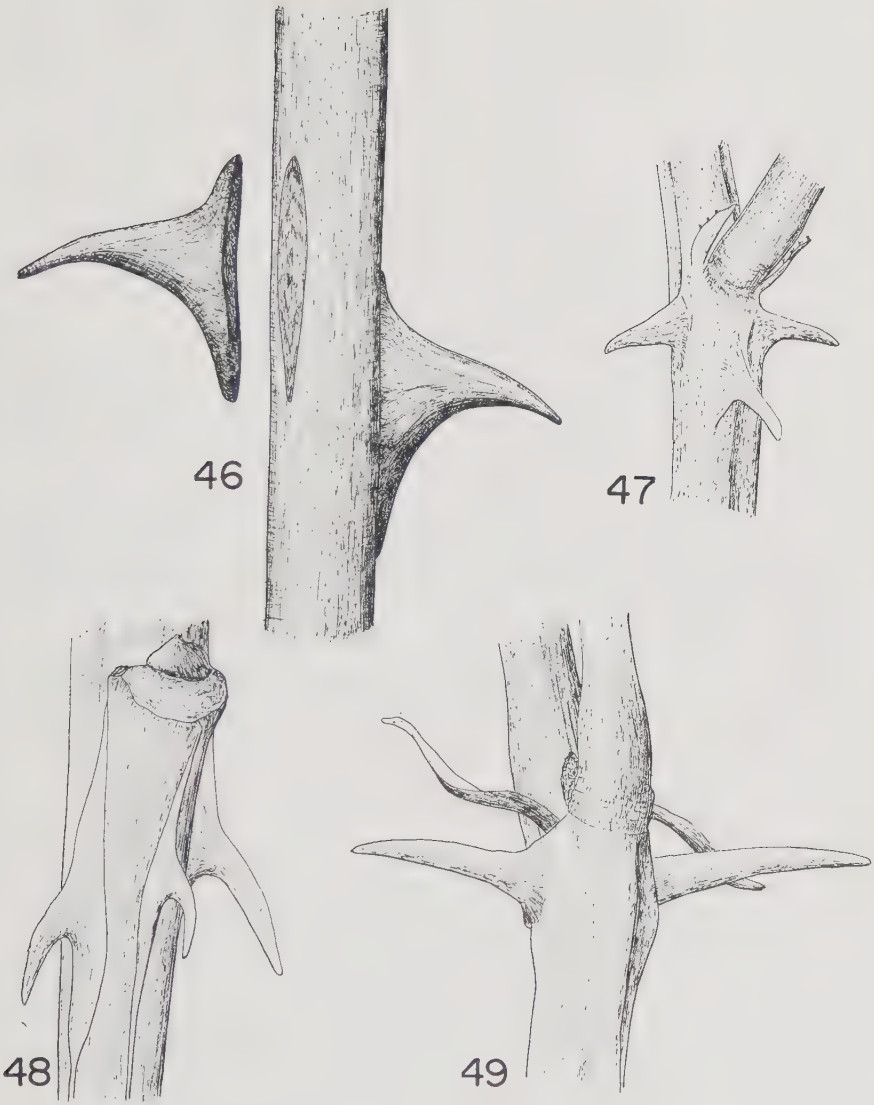
Ces aiguillons épars n'ont pas été observés sur les entre-nœuds des plantules d'*A. senegal* mais existent cependant parfois sur rachis ou pétioles de cette même espèce dès la 6e feuille.

2. **Aiguillons situés à l'insertion des feuilles.**

Nous qualifions classiquement d' « infrastipulaires » les 2 aiguillons situés sous les stipules. Nous décidons de qualifier d' « infrapétiolaire » l'aiguillon qui apparaît parfois sous le pétiole entre les 2 aiguillons infrastipulaires (*fig.* 47, 48).

— La présence groupée de ces trois aiguillons caractérise *A. senegal* (*fig.* 47). Dans cette espèce, ces aiguillons peuvent se manifester dès le stade 3e feuille. Mais à ce stade, l'un des aiguillons peut manquer (soit l'aiguillon infrapétiolaire, soit l'un des deux aiguillons infrastipulaires) ou bien les deux aiguillons infrastipulaires sont inégalement développés. Toutefois, dès le stade 5e feuille, les trois aiguillons groupés apparaissent régulièrement à l'insertion de chaque feuille.

— La présence possible de ces trois aiguillons groupés a été également mise en évidence à l'insertion de quelques feuilles sur les jeunes *A. caffra, laeta, nigrescens,* et *polyacantha* subsp. *campy-*



SPINESCENCE DES ACACIAS VULGARES (× 12).

FIG. 46 : *A. ataxacantha,* aiguillons épars. — FIG. 47 : *A. senegal,* aiguillons infrastipulaires et infrapétiolaire, niveau 5e feuille. — FIG. 48 : *A. polyacantha* subsp. *campylacantha,* aiguillons infrastipulaires et infrapétiolaire, niveau 10e feuille. — FIG. 49 : *A. nigrescens,* aiguillons infrastipulaires, niveau 6e feuille.

lacantha. C'est un fait important car l'adulte de ces diverses espèces ne forme que deux aiguillons infrastipulaires. Ceux-ci sont souvent visibles à partir des stades 3e feuille (*A. nigrescens*) 4e feuille (*A. caffra*) ou 5e et 6e feuilles (*A. laeta, A. polyacantha* subsp. *campylacantha*). Dès leur apparition, l'aiguillon infrapétiolaire peut se manifester (*fig.* 48). Il peut être encore présent aux stades 15e feuille chez *A. polyacantha* subsp. *campylacantha* et 12e feuille chez *A. caffra*. Cet aiguillon est-il l'homologue exact de l'aiguillon infrapétiolaire d'*A. senegal*? La similitude est frappante chez les *A. polyacantha* subsp. *campylacantha* et *caffra*. Peut-être pourrait-il s'agir toutefois, chez *A. nigrescens*, d'un aiguillon épars prenant dans certains entre-nœuds une position infrapétiolaire.

— Chez *A. galpinii*, seuls les deux aiguillons infrastipulaires ont été observés sur la plantule. Ceux-ci se manifestent généralement dès le stade 6e feuille mais de faibles pointements peuvent être décelés dès le stade 4e feuille à l'emplacement de ces deux aiguillons.

Les aiguillons sont de couleur verdâtre, vert-jaunâtre ou marron-jaunâtre; leur pointe peut être parfois légèrement plus foncée. L'aiguillon de la tige présente généralement une légère courbure vers le bas. Dans certains cas, il peut être subhorizontal (*A. caffra, fig.* 49), ou même un peu recourbé vers le haut (*A galpinii*).

Nota : Nous n'avons rien observé qui puisse justifier l'hypothèse de Roberty [1948] sur l'origine bractéaire des aiguillons infrastipulaires.

E. Phyllotaxie des premières feuilles[9].

L'examen de la phyllotaxie des premières feuilles des Acacias africains permet quelques remarques.

1) Quelle que soit leur morphologie, les deux premières feuilles sont toujours insérées sur la tige dans un même plan. Celui-ci est par ailleurs perpendiculaire au plan d'insertion des cotylédons. Suivant les espèces ou les individus d'une même espèce, les deux premières feuilles ont une position variable l'une par rapport à l'autre. Ainsi elles sont :

— opposées chez *A. abyssinica* subsp. *calophylla*,
— opposées ou subopposées chez *A. kamerunensis*,
— opposées ou subopposées, rarement alternes chez *A. sieberana* var. *woodii*,
— opposées rarement alternes chez *A. farnesiana*,
— alternes ou subopposées, rarement opposées chez *A. robusta*,

9. Je remercie Mlle H. Pount pour ses utiles remarques concernant cette rubrique.

— alternes, rarement opposées chez les *A. gerrardii* var. *gerrardii*, *nilotica* subsp. *kraussiana, laeta, senegal,*

— alternes, rarement subopposées chez les *A. giraffae, brevispica* subsp. *brevispica,*

— alternes chez les *A. drepanolobium, hebeclada, hockii, karroo, kirkii* subsp. *kirkii, lahai, luederitzii* var. *retinens, macrothyrsa, nilotica* subsp. *adstringens, rehmanniana, seyal* var. *seyal, seyal* var. *fistula, sieberana* var. *villosa, tortilis* subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana, ataxacantha, brevispica* subsp. *dregeana, caffra, galpinii, nigrescens, polyacantha* subsp. *campylacantha.*

2) Les feuilles suivantes peuvent être aisément numérotées dans l'ordre de leur apparition (*fig.* 50, 51 ab). Elles s'insèrent sur deux hélices foliaires : une hélice « impaire » (feuilles 3, 5, 7, etc...) et une hélice « paire » (feuilles 4, 6, 8, etc.). Celles-ci étant tracées, on peut déterminer à quelle hélice foliaire chacune des deux premières feuilles appartient. La feuille qui s'insère sur l'hélice impaire, par conséquent numérotée « 1 », peut être effectivement la première apparue sur la tige. Néanmoins la numérotation des deux premières feuilles n'implique pas nécessairement un ordre d'apparition sur la tige. En effet, ces deux feuilles peuvent s'épanouir simultanément lorsqu'elles sont opposées ou même se disposer parfois de telle façon que la feuille de l'hélice paire (n° 2) s'insère plus bas sur la tige que la feuille de l'hélice impaire (n° 1).

En somme, il y a donc lieu de conserver l'expression « 2 premières feuilles » puisque chacune de ces feuilles est effectivement la première de l'une ou l'autre des deux hélices foliaires. Ceci confirme les conclusions phyllotaxiques proposées dans une note précédente sur les « variations individuelles au cours des premiers stades foliaires chez *Acacia caven* ». [Vassal 1967].

Nota : chacune des hélices foliaires a en fait pour point de départ réel l'un des cotylédons.

3) Il semble que les deux hélices foliaires soient indifféremment sinistrorses ou dextrorses dans chaque espèce. Ce fait, mis en évidence dans la majorité des espèces africaines étudiées[10], a déjà été souligné à l'occasion d'une étude sur la plantule d'*A. albida* [Vassal 1967].

Si l'on compare les traces des hélices foliaires, on constate que celles-ci peuvent être plus ou moins lâches. La disposition des hélices représentée sur la figure 50 est très fréquente, mais on peut rencontrer des hélices plus lâches, plus ou moins nettement redres-

10. Pour quelques espèces seulement *(sieberana* var. *villosa, kamerunensis)*, les plantules dont nous disposons sont insuffisamment nombreuses ou âgées pour permettre de dire si les hélices foliaires sont indifféremment dextrorses ou sinistrorses.

sées, notamment chez *A. ataxacantha* (*fig.* 51 ab) et *A. seyal* var. *fistula*. Ces variations, susceptibles d'être en relation avec les rythmes de croissance, ne semblent pouvoir constituer des critères taxonomiques valables.

F. Morphologie foliaire.

Dans ce paragraphe seront traités successivement les points suivants :

1) Nombre de paires de pennes et de folioles de la jeune plantule.
2) Modes de succession foliaire et relations entre ces modes.
3) Glandes foliaires.
4) Forme générale et nervation des folioles[11].
5) Particularités.

1. Nombre de paires de pennes et de folioles.

a. *Généralités.*

L'acquisition de la structure foliaire bipennée constitue le fait ontogénique le plus important. Ce stade bipenné étant généralement atteint entre la 1re et la 5e feuille, l'étude du nombre de paires de pennes et de folioles portera sur les 5 premières feuilles de la plantule.

L'étude de l'acquisition progressive, sur les feuilles successives, du nombre de paires de pennes de la feuille adulte ne nous a pas paru mériter d'être abordée.

Pour abréger l'exposé des observations, les abréviations suivantes ont été utilisées :

F1, F2, F3 ... = 1re feuille, 2e feuille, 3e feuille ...,
P. = (feuille) pennée,
BIP. = (feuille) bipennée,
p.f. = paire de folioles,
p.P. = paire de pennes.

Les indications entre parenthèses se réfèrent à des observations peu fréquentes. Seuls les nombres extrêmes de paires de folioles sont indiqués. Dans le cas des feuilles bipennées à plusieurs paires de pennes, les nombres de paires de folioles mentionnés en premier concernent les paires proximales.

b. *Exposé des résultats.*

Série des *Gummiferae.*

A. abyssinica subsp. *calophylla.*

F1 : P., 6-11 p.f. — F2 : P., 6-11 p.f. — F3 : (P., 4-5 p.f.); BIP., 1 p.P., 6-11 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 6-13 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 6-12 p.f.; (BIP., 2 p.P., 12 p.f. + 13 p.f.).

11. Une étude particulière des dimensions des folioles n'a pas été entreprise. Il semble toutefois qu'il serait fructueux de la réaliser sur l'adulte à partir d'échantillons d'origines diverses offrant ainsi un éventail suffisant de variations dans chaque espèce.

A. drepanolobium.
F1 : P., 6-13 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5-12 p.f.; (BIP., 2 p.P., 4 p.f. + 7 p.f.) — F3 : BIP., 1 p.P., 7-13 (17) p.f.; (BIP., 2 p.P., 5-10 p.f. + 5-9 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 7-16 p.f.; BIP., 2 p.P., 5-15 p.f. + 7-16 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 7-17 p.f.; BIP., 2 p.P., 7-16 p.f. + 8-17 p.f.; (BIP., 4 p.P., 13 p.f. + 15 p.f. + 18 p.f. + 14 p.f.).

A. farnesiana (*fig.* 52).
F1 : P., 7-10 p.f. — F2 : P., 7-10 p.f. — F3 : (P., 5 p.f.); BIP., 1 p.P., 6-9 p.f.; (BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 6 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 7-11 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., (6) 10-14 p.f.

A. gerrardii var. *gerrardii* (clichés V, VI, VII, VIII, IX).
F1 : P., 5-10 p.f. — F2 : P., (3) 5-9 p.f.; BIP., 1 p.P., 6-8 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6 p.f. + 5 p.f.) — F3 : (P., 3-7 p.f.); BIP., 1 p.P., 4-9 p.f. — F4 : (P., 7 p.f.); BIP., 1 p.P., 5-12 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 8-10 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6-8 p.f. + 5-9 p.f.).

A. giraffae.
F1 : P., 6-8 p.f. — F2 : P., 5-9 p.f. — F3 : (P., 2 p.f.); BIP., 1 p.P., 5-8 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 5-9 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 5-9 p.f.

A. hebeclada.
F1 : P., 5-10 p.f. — F2 : (P., 6 p.f.); BIP., 1 p.P., 5-10 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f.; (BIP., 2 p.P., 4 p.f. + 4 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 4-8 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 4-8 p.f.; (BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 10 p.f.).

A. hockii.
F1 : P. (2) 5-6 (8) p.f. — F2 : (P., 2 p.f.); BIP., 1 p.P., (3) 5-6 (9) p.f. — F3 : (P., 3 p.f.); BIP., 1 p.P., 5-6 (13) p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., (5) 6-10 p.f.; (BIP., 2 p.P., 12 p.f. + 16 p.f.) — F5 : BIP., 1 p.P. (7) 9-12 p.f.

A. karroo.
F1 : P., (4) 5-7 (8) p.f.; (BIP., 1 p.P., 6 p.f.) — F2 : (semi-P., semi-BIP. cf variations individuelles); BIP., 1 p.P., (4) 5-7 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., (4) 5-8 (9) p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 5-9 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 7-9 (10) p.f.

A. kirkii subsp. *kirkii.*
F1 : P., 8-10 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 10-14 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 13-14 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 11-15 p.f.; BIP., 2 p.P., 9-11 p.f. + 12-13 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 16 p.f.); BIP., 2 p.P., 9-13 p.f. + 14-15 p.f.

A. lahai.
F1 : P., 5-7 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5 p.f.; BIP., 2 p.P., 4-6 p.f. + 5 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5 p.f.; BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 7 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 8 p.f.; BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 11 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 10 p.f.; BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 12 p.f.

A. luederitzii var. *retinens.*
F1 : P., 8-9 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 6-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-9 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 8-10 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 6-10 p.f.

A. macrothyrsa.
F1 : P., (4) 5-6 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., (5) 6-7 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-9 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 7-10 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 8-12 p.f.

A. nilotica subsp. *adstringens.*
F1 : P., 8-9 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 8-12 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 8-11 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 10-12 p.f.; (BIP., 2 p.P., 8 p.f. + 12 p.f.) — F5 : BIP., 2 p.P., 6-8 p.f. + 8-12 p.f.

A. nilotica subsp. *kraussiana.*
F1 : P., 7-12 p.f. — F2 : (P., 9-11 p.f.); BIP., 1 p.P., 8-10 p.f. — F3 : (P., 12 p.f.); BIP., 1 p.P., 7-11 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 7-10 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 9 p.f.; BIP., 2 p.P., 7-9 p.f. + 9 p.f.

A. rehmanniana.
F1 : P., 10-13 p.f. — F2 : P., 7-14 p.f.; BIP., 1 p.P., 12 p.f.; BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 10 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 10-16 p.f.; BIP., 2 p.P., 10 p.f. + 13 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 12-13 p.f.; BIP., 2 p.P., 9-13 p.f. + 11-16 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 12 p.f. + 15 p.f.; BIP., 3 p.P., 9-12 p.f. + 10-13 p.f. + 11-12 p.f.

A. robusta (clichés XI, XII).
F1 : P., 6-9 p.f. — F2 : P., 5-9 p.f. — F3 : P., 6-9 p.f.; BIP., 1 p.P., 7-9 p.f. — F4 : (P., 8 p.f.); BIP., 1 p.P., 7-10 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 7-11 p.f.

A. seyal var. *fistula* (cliché X).
F1 : P., 6-8 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-7 (10) p.f. — F4 : BIP, 1 p.P., 5-11 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 7-11 p.f.

A. seyal var. *seyal.*
F1 : P., (5) 6-8 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., (5) 6-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-11 p.f.; (BIP., 2 p.P., 7 p.f. + ? p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 7-13 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 8-14 p.f.

A. sieberana var. *villosa.*
F1 : P., 10-11 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 11-13 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 14 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., ? p.f. — F5 : ?.

A. sieberana var. *woodii.*
F1 : P., 6-12 p.f. — F2 : P., (6) 9-11 (13) p.f.; (BIP., 1 p.P., 10-12 p.f.) — F3 : P., 5-8 p.f.; BIP., 1 p.P., 8-11 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., (6) 9-11 (14) p.f.; BIP., 2 p.P., 9-10 p.f. + 9-12 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 8-11 (13) p.f.; BIP., 2 p.P., 6-11 p.f. + 8-14 p.f.

A. tortilis subsp. *heteracantha.*
F 1 : P., 7-9 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 6-9 p.f.; (BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 6 p.f.) — F3 : BIP., 1 p.P., (3) 6-8 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6 p.F. + 7 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 6-7 p.f.; (BIP. 2 p.P., 7 p.f. + 8 p.f.) — F5 : BIP., 1 p.P., 7-8 p.f.

A. tortilis subsp. *raddiana.*
F1 : P., 5-7 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5-7 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-5 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 5-6 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 6-7 p.f.

Série des *Vulgares.*

A. ataxacantha.
F1 : (BIP., 1 p.P., 8 p.f.); BIP., 2 p.P., 6-8 p.f. + 7-10 p.f. — F2 : (BIP., 1 p.P., 8-9 p.f.); BIP., 2 p.P., 6-10 p.f. + 7-10 p.f. — F3 : BIP., 2 p.P., 6-11 (14) p.f. + 7-12 (16) p.f. — F4 : BIP., 2 p.P., 7-15 p.f. + 9-19 p.f.; (BIP., 3 p.P., 14 p.f. + 14 p.f. + 12 p.f.) — F5 : BIP., 2 p.P., 10-14 p.f. + 13-19 p.f.; BIP., 3 p.P., 12-13 p.f. + 14-15 p.f. + 14-15 p.f.

A. brevispica subsp. *brevispica.*

F1 : BIP., 2 p.P., 14-15 p.f. + 14-17 p.f. — F2 : BIP., 2 p.P., 12-15 p.f. + 13-17 p.f. — F3 : BIP., 2 p.P., 9-13 p.f. + 13-16 p.f. — F4 : BIP., 2 p.P., 15 p.f. + 22 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 12 p.f. + 16 p.f.; BIP., 3 p.P., ? p.f.

A. brevispica subsp. *dregeana* (cliché XIII).

F1 : BIP., 2 p.P., 10-14 p.f. + 10-18 p.f.; BIP., 3 p.P., 10-12 p.f. + 12-18 p.f. + 10-16 p.f. — F2 : BIP., 2 p.P., 9-14 p.f. + 10-17 p.f.; BIP., 3 p.P., 8-15 p.f. + 12-16 p.f. + 9-16 p.f. — F3 : BIP., 2 p.P., 8-15 p.f. + 11-16 p.f.; BIP., 3 p.P., 12-13 p.f. + 11-14 p.f. + 9-13 p.f. — F4 : BIP., 2 p.P., 7-12 p.f. + 11-14 p.f.; BIP., 3 p.P., 6-11 p.f. + 8-15 p.f. + 8-16 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 11-15 p.f. + 16-24 p.f.; BIP., 3 p.P., 10-13 p.f. + 13-20 p.f. + 16-23 p.f.; BIP., 4 p.P., 8-18 p.f. + 14-26 p.f. + 16-30 p.f. + 17-26 p.f.

A. caffra.

F1 : P., 6-7 (9) p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 7-10 p.f.; (BIP., 2 p.P., 7 p.f. + 9 p.f.) — F3 : BIP., 1 p.P., 6-9 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6-7 + 5-9 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 6-13 p.f.; BIP., 2 p.P., 6-9 p.f. + 7-11 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 9-11 p.f.; BIP. 2 p.P., 6-10 p.f. + 7-14 p.f.; (BIP., 3 p.P., 7 p.f. + ? p.f. + 10 p.f.).

A. galpinii (cliché XIV).

F1 : P., 7-12 p.f. — F2 : BIP., 2 p.P., 6-11 p.f. + 7-12 p.f. — F3 : (BIP., 1 p.P., 8 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 5-9 p.f. + 7-12 p.f. — F4 : BIP., 2 p.P., 4-9 p.f. + 6-12 p.f.; (BIP., 3 p.P., 9 p.f. + 10 p.f. + 9 p.f.) — F5 : (BIP., 1 p.P., 7 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 5-10 p.f. + 7-12 p.f.; (BIP., 3 p.P., 9 p.f. + 13 p.f. + 12 p.f.).

A. kamerunensis.

F1 : BIP., 2 p.P., 14-18 p.f. + 16-21 p.f.; (BIP., 3 p.P., 14 p.f. + 17 p.f. + 17 p.f.) — F2 : BIP., 2 p.P., 14-18 p.f. + 15-20 p.f.; (BIP., 3 p.P., 16 p.f. + 19 p.f. + 19 p.f.) — F3 : BIP., 2 p.P., 16 20 p.f. + 21-24 p.f.; BIP., 3 p.P., 16-22 p.f. + 22-26 p.f. + 20-28 p.f.; (BIP., 4 p.P., 19 p.f. + 23 p.f. + 23 p.f. + 22 p.f.) — F4 : BIP., 4 p.P., 18-21 p.f. + 24-29 p.f. + 24-31 p.f. + 10-33 p.f.; BIP., 5 p.P., 20 p.f. + 27 p.f. + 28 p.f. + 29 p.f. + 30 p.f. — F5 : BIP., 7 p.P., ? p.f.

A. laeta (cliché XVI; voir aussi fig. 8 et 9 in « Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia* » Vassal 1965).

F1 : P., 4-5 p.f. — F2 : (P., 4 p.f.) ; BIP, 1 p.P., 3 p.f.; BIP., 2 p.P., 2-3 p.f. + 2-3 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 3 p.f.; BIP., 2 p.P., 2-3 p.f. + 2-3 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 3 p.f.; BIP., 2 p.P., 2-3 p.f. + 2-3 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 2 p.f. + 2-3 p.f.

A. nigrescens (cliché XV).

F1 : P., 3-4 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 3 p.f.; BIP., 2 p.P., 1-2 p.f. + 2-3p.f. — F3 : BIP., 2 p.P., 1-2 p.f. + 2-3 p.f. — F4 : BIP., 2 p.P., 1-2 p.f. + 2-3 p.f. — F5: BIP., 2 p.P., 1-2 p.f. + 2-3 p.f.

A. polyacantha subsp. *campylacantha.*

F1 : P., 7-8 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 7-9 p.f. — F4: BIP., 1 p.P., 8-9 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 9 p.f.

A. senegal.

F1 : P., 5-7 p.f. — F2 : (P., 7 p.f.); BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-7 p .f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4-7 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f.; (BIP., 2 p.P., 4 p.f. + 7 p.f.).

2. Modes de succession foliaire et relations entre ces modes.

Grâce aux observations, précédemment exposées, sur le nombre de paires de pennes et de folioles, il est possible de classer les espèces d'après les modes de succession foliaire. Rappelons que ces modes ont été définis dans une note traitant des généralités sur les premiers stades foliaires dans le genre *Acacia* [Vassal, 1965]. A cette occasion ont été distingués 3 modes de succession foliaire ainsi caractérisés :

Mode 1 : 1re et 2e feuilles pennées; 3e feuille bipennée.

Mode 2 : 1re feuille pennée; 2e et 3e feuilles bipennées (clichés IX, X, XIV, XV).

Mode 3 : 1re, 2e, 3e feuilles bipennées (cliché XIII).

Les plantules décrites plus haut peuvent en majorité se rattacher à l'un de ces trois modes. Toutefois, certaines d'entre-elles peuvent avoir leurs 3 ou 4 premières feuilles pennées et n'entrent donc pas dans le cadre de ce classement. Pour éviter de modifier entièrement la numérotation des modes de succession foliaire déjà proposée, nous décidons de transformer en mode 1 B (clichés VIII, XII, XVI) le mode anciennement numéroté 1 et de créer le mode 1 A ainsi caractérisé :

3 premières feuilles pennées, 4e feuille parfois pennée (clichés V, VI, XI).

Si l'on classe les Acacias africains en fonction de ces divers modes de succession foliaire, on aboutit au résultat suivant[12] :

Modes 1 A, 1 B : *A. robusta* (clichés XI, XII);

Modes (1 A), 1 B : *A. farnesiana, abyssinica* subsp. *calophylla, giraffae*;

Modes 1 A, 1 B, (2) : *A. sieberana* var. *woodii*;

Modes (1 A), 1 B, 2 : *A. gerrardii* var. *gerrardii* (clichés V, VI, VIII, IX);

Modes (1 A), (1 B), 2 : *A. nilotica* subsp. *kraussiana*;

Modes 1 B, 2 : *A. rehmanniana*;

Modes (1 B), 2 : *A. hebeclada, hockii*[13], *laeta* (cliché XVI), *senegal;*

Modes (1 B), 2, (3) : *A. karroo*;

---

12. Les modes indiqués entre parenthèses sont les moins fréquents dans l'espèce considérée.

13. Voir dans le paragraphe suivant une remarque sur le mode de succession foliaire chez *A. hockii.*

Mode 2 : *A. drepanolobium, kirkii* subsp. *kirkii, lahai, luederitzii* var. *retinens, macrothyrsa, nilotica* subsp. *adstringens, seyal* var. *seyal, seyal* var. *fistula* (cliché X), *sieberana* var. *villosa, tortilis* subsp. *heteracantha, tortilis* subsp. *raddiana, caffra, galpinii* (cliché XIV), *nigrescens* (cliché XV), *polyacantha* subsp. *campylacantha;*

Mode 3 : *A. ataxacantha, brevispica* subsp. *brevispica, brevispica* subsp. *dregeana* (cliché XIII), *kamerunensis.*

Remarque. Les modes que nous distinguons ne mettent en relief que le caractère penné ou bipenné de la feuille. Il faut noter cependant deux faits importants à propos du nombre de paires de pennes de la feuille bipennée :

les espèces du mode 3, ici décrites, ont très généralement leur 1re feuille à 2 paires de pennes (différant en cela de l'*A. albida* décrit dans une précédente note dont la 1re feuille porte une paire de pennes) ;

des espèces du mode 2 peuvent avoir leur 2e feuille à 2 paires de pennes. Ce cas est la règle presque générale chez *A. galpinii* (cliché XIV).

Des études plus détaillées de l'ontogénie foliaire peuvent apporter d'utiles précisions sur les modalités de passage de la feuille pennée à la feuille bipennée et sur les relations éventuelles entre modes de succession foliaire.

— Dans les espèces où le mode 1 A est minoritaire, on constate que, lorsque celui-ci se manifeste, la 3e feuille (pennée) a un nombre de folioles nettement inférieur à celui des 2 premières feuilles (également pennées). Ce cas a été observé chez les *A. abyssinica subsp. calophylla, farnesiana, gerrardii* var. *gerrardii* (cliché VI), *giraffae.* Le même phénomène peut se produire dans les espèces où le mode 1 B est minoritaire par rapport au mode 2 : la 2e feuille (pennée) porte un nombre de paires de folioles très inférieur à celui de la 1re feuille *(A. hockii).*

— La feuille bipennée à une paire de pennes peut être précédée d'une feuille bipennée à 2 paires de pennes *(A. gerrardii* var. *gerrardii,* cliché IX; *A. hebeclada).*

— Le retour à une feuille pennée est possible après l'installation de la bipennation. Ainsi, il a été observé chez *A. hockii* une 3e feuille, pennée, à 3 paires de folioles, après une 2e feuille, bipennée, à 1 paire de pennes. Il faut noter ici que les folioles de la paire proximale de cette 3e feuille sont nettement plus grandes que celles des deux autres paires distales.

— Les structures foliaires mixtes (mi-pennées, mi-bipennées) sont fréquentes entre la 1re et la 5e feuille sur certains individus, parmi les Acacias *Gummiferae* principalement.

PLANTULES FEUILLÉES (× 0,8).

V, VI, VII : *A. gerrardii* var. *gerrardii*.

Nota. — Les cotylédons, présents lors de la récolte, se sont presque tous détachés de la plantule sèche.

PLANTULES FEUILLÉES (× 0,8).

VIII, IX : *A. gerrardii* var. *gerrardii*. — X : *A. seyal* var. *fistula*.

Nota. — Les cotylédons, présents lors de la récolte, se sont détachés de la plantule sèche.

PLANTULES FEUILLÉES (× 0,8).
XI, XII : *A. robusta.*

Plantules feuillées (× 0,8).

XIII : *A. brevispica* subsp. *dregeana*. — XIV : *A. galpinii*.

Nota. — Les cotylédons d'*A. galpinii*, présents lors de la récolte, se sont détachés de la plantule sèche.

PLANTULES FEUILLÉES (× 0,8).
XV : *A. nigrescens*. — XVI : *A. laeta*.

La 1re feuille a rarement une structure mixte. Toutefois il a été remarqué, sur un individu d'*A. farnesiana*, une subdivision partielle en folioles de 2e ordre au niveau de la paire proximale de folioles sur l'une des 2 premières feuilles pennées opposées. Le même cas a été observé sur une 1re feuille pennée chez *A. sieberana* var. *woodii* (*fig.* 55).

La 2e feuille peut être mixte sur quelques plantules. Voici quelques cas isolés observés :

feuille tripennée chez *A. hebeclada* (*fig.* 53) ;

feuille à une paire de folioles proximales et une paire de pennes distales (*A. karroo, A. laeta*[14]) ;

feuille pennée à paire proximale de folioles partiellement subdivisée en folioles de 2e ordre (*A. nilotica* subsp. *kraussiana, A. rehmanniana*) ;

feuille bipennée à 2 paires de pennes, à folioles mal dégagées les unes des autres (*A. brevispica* subsp. *dregeana*).

La 3e feuille est fréquemment mixte. Les cas suivants ont été remarqués sur des plantules isolées :

feuille tripennée (*A. gerrardii* var. *gerrardii*, cliché VI; *A. farnesiana, A. robusta*) ;

feuille à une paire proximale de folioles et une paire distale de pennes (*A. farnesiana, fig.* 52) ;

feuille pennée à paire distale de folioles partiellement subdivisées en folioles de 2e ordre (*A. abyssinica* subsp. *calophylla*) ;

feuilles dissymétriques, c'est-à-dire où des pennes s'opposent à des folioles (*A. giraffae*, 3 cas observés, *fig.* 54; *A. sieberana* var. *woodii*, 2 cas observés).

La 4e et la 5e feuilles sont plus rarement mixtes. Il a été remarqué :

une 4e feuille présentant une paire de folioles proximales partiellement découpées et une paire distale de pennes chez *A. sieberana* var. *woodii*,

une 5e feuille tripennée chez *A. gerrardii* var. *gerrardii* (cliché V).

Au-delà de la 5e feuille, les feuilles mixtes sont rares. Ainsi a été remarqué chez *A. gerrardii* var. *gerrardii* (cliché V) :

une 7e feuille à structure essentiellement bipennée, présentant un mélange de pennes et de folioles,

une 9e feuille portant des pennes proximales et des folioles distales.

---

14. Voir « Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia* », Vassal, 1965, fig. 9.

Les modes de succession foliaire des plantules sur lesquelles apparaissent des feuilles mi-pennées mi-bipennées sont donc mixtes, puisque intermédiaires entre les modes 1 A et 1 B et les modes 1 B et 2 déjà décrits. Ils se manifestent chez quelques individus dans les espèces :

gerrardii var. *gerrardii* *giraffae* *hockii* *robusta*	mode mixte 1 A-1 B
abyssinica subsp. *calophylla*	mode mixte (1 A-1 B)
farnesiana *sieberana* var. *woodii*	modes mixtes 1 A-1 B, 1 B-2
hebeclada *karroo* *nilotica* subsp. *kraussiana* *rehmanniana* *laeta*	mode mixte 1 B-2

Au total, cette étude des modes de succession foliaire et de leurs relations permet de faire quelques constatations.

Les affinités entre les modes 1A, 1B et 2 sont manifestes du fait de la coexistence possible des modes 1 A et 1 B, 1 B et 2, ou 1 A 1 B et 2 dans une même espèce,

de la présence de modes intermédiaires 1 A-1 B ou 1 B-2 sur certaines plantules.

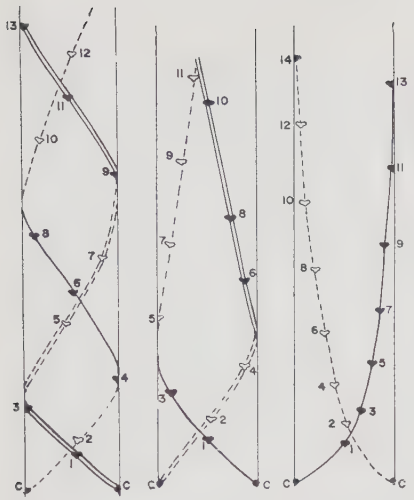
Cet enchaînement des modes 1A, 1B et 2, parfois sensible au sein d'une même espèce, peut justifier une mise en série des espèces et aider à situer celles-ci du point de vue phylogénétique.

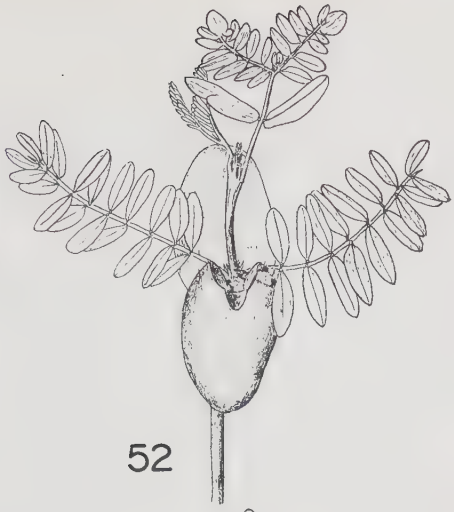
Le mode 3 apparaît isolé des autres modes. En effet, la présence simultanée dans une même espèce des modes 2 et 3 est exceptionnelle (*A. karroo*). D'autre part, on rencontre rarement des structures mixtes au niveau de la première feuille (pennée).

Les « hésitations » que manifeste parfois la plantule avant de réaliser une feuille bipennée et qui suscitent des structures foliaires intermédiaires sont d'un grand intérêt pour l'étude du passage de la feuille pennée à la feuille bipennée. Elles s'apparentent à celles que nous avons déjà décrites chez *A. caven* [1967] et que nous avons utilisées pour une discussion sur l'origine de la feuille bipennée.

PHYLLOTAXIE ET VARIATIONS ONTOGÉNIQUES FOLIAIRES.

FIG. 50 : *A. galpinii*, 2 hélices foliaires sinistrorses. — FIG. 51 a, b : *A. ataxacantha*, 2 hélices foliaires lâches. — FIG. 52 : *A. farnesiana*, stade 3e feuille (× 1,5). — FIG. 53 : *A. hebeclada*, stade 2e feuille (× 1,5). — FIG. 54 : *A. giraffae*, 3e *feuille* (× 3). — FIG. 55 : *A. sieberana var. woodii*, paires proximales de folioles de la 1re feuille (× 12).


50
51a
51b


52

53

54

55

3. Glandes foliaires[15].

Du fait de l'apparition plus ou moins précoce des glandes foliaires suivant les espèces, il serait nécessaire de réaliser des observations continues de la plantule à l'adulte pour noter à quels stades apparaît tel ou tel type de glande sur le pétiole ou le rachis. Ceci suppose un travail important et un matériel disponible jusqu'au stade adulte. Or, nos observations n'ont pu être conduites, dans les meilleurs cas, au-delà du stade 30e feuille environ. Parfois même, nous n'avons pu disposer que de plantules très jeunes où les glandes n'apparaissaient pas encore (*A. lahai, luederitzii* var. *retinens, sieberana* var. *villosa*). De plus ces glandes naissent parfois très tardivement : ainsi, elles sont encore absentes au stade 20e feuille chez les *A. farnesiana* et *caffra*. Les données que nous proposons sont donc incomplètes mais néanmoins utiles pour dégager quelques conclusions intéressantes.

a. *Stade d'apparition et situation des glandes.*

Nous considèrerons successivement

— les glandes des feuilles bipennées, portées par le pétiole ou par le rachis primaire,

— les glandes des feuilles pennées ou des pennes des feuilles bipennées portées par le rachis primaire (feuille pennée) ou par le rachis secondaire (feuille bipennée).

⊙ Glandes du rachis primaire et du pétiole des feuilles bipennées.

Les glandes du rachis primaire sont généralement, les plus précoces et très souvent les seules observables sur le jeune *Acacia*. Dans la majorité des cas, elles se situent au point d'insertion des pennes sur le rachis[16].

Ces glandes, susceptibles d'apparaître dès que la feuille bipennée s'installe, sont possibles à partir

de la 1re feuille chez les *A. brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana* et *A. kamerunensis*,

de la 2e feuille chez les *A. drepanolobium, gerrardii* var. *gerrardii, hebeclada, karroo, rehmanniana, sieberana* var *woodii, galpinii, nigrescens* et *polyacantha* subsp. *campylacantha*,

de la 3e feuille chez les *A. abyssinica* subsp. *calophylla, giraffae, robusta* et *tortilis* subsp. *heteracantha*,

---

15 L'apparition parfois tardive des glandes foliaires nous a conduit à dépasser le cadre des toutes premières feuilles.

16. Nous considérons comme glande du rachis primaire la glande située au point d'insertion de la paire proximale de pennes.

des 4e et 5e feuilles chez les *A. hockii, kirkii* subsp. *kirkii, macrothyrsa* et *ataxacantha,*

des 6e et 7e feuilles chez les *A. nilotica* subsp. *adstringens* et subsp. *kraussiana, laeta* et *senegal,*

des 8e et 9e feuilles chez les *A. seyal* var. *seyal* et var. *fistula* et *tortilis* subsp. *raddiana.*

Les glandes du rachis peuvent être présentes sur les premières feuilles bipennées mais manquer provisoirement sur quelques feuilles suivantes. Lorsque les feuilles ont deux paires de pennes, ces glandes se situent, soit à l'insertion de l'une des deux paires (distale ou proximale), soit à l'insertion des deux paires à la fois. Lorsque les feuilles ont plus de 2 paires de pennes, les glandes apparaissent généralement au niveau des insertions des paires distale et proximale. Cependant, il est possible que l'apparition des glandes du rachis se fasse de l'extrémité distale vers l'extrémité proximale. Ce cas a été observé notamment sur quelques individus d'*A. gerrardii* var. *gerrardii.*

La glande du pétiole se manifeste généralement beaucoup plus tard. Toutefois, chez *A. ataxacantha,* elle est plus précoce que les glandes du rachis : elle est en effet visible dès la 2e ou la 3e feuille, dans le quart supérieur du pétiole, puis vers le milieu de celui-ci sur les feuilles suivantes. Chez *A. kamerunensis* la glande pétiolaire peut exister dès la 3e feuille. Chez les *A. brevispica* subsp. *dregeana*[17], *laeta* et *polyacantha* subsp. *campylacantha* elle apparaît au plus tôt sur la 5e ou la 6e feuille. Quelques rares plantules d'*A. nigrescens* peuvent avoir une glande pétiolaire à partir de la 7e feuille. Enfin, chez *A. abyssinica* subsp. *calophylla,* la glande pétiolaire peut être visible après la 20e feuille.
Dans les autres espèces étudiées, la glande pétiolaire n'a pas été observée. Son absence a été constatée dans certains cas jusqu'au stade 40e feuille, stade au-delà duquel les observations n'ont pu être poursuivies.

Remarque. Il est curieux de constater que l'apparition de la glande pétiolaire s'accompagne de la disparition (provisoire?) de la glande de la paire proximale de pennes. Ce fait a été remarqué sur les diverses plantules où la glande pétiolaire apparaît précocement. Ajoutons que, chez *A. abyssinica* subsp. *calophylla* notamment, on assiste, sur les feuilles successives, à un décalage progressif vers le pétiole de la glande proximale qui devient ainsi pétiolaire. Ce décalage est d'ailleurs accompagné d'un allongement

---

17. Chez *A. brevispica* subsp. *brevispica,* aucune glande n'a été observée sur la plantule jusqu'au stade 6e feuille. Nous ne possédons pas de plantules plus âgées.

sensible de la glande. Dans d'autres cas la ressemblance entre la glande des pennes proximales et la glande pétiolaire est très nette : on est tenté d'interpréter encore cela comme un décalage vers le pétiole de la glande du rachis, d'autant plus que, comme nous l'avons dit, ces deux glandes ne coexistent pas. Comment expliquer cependant que, chez l'adulte, elles puissent être toutes deux présentes? Il y a là un phénomène qui mériterait d'être approfondi par une étude continue de la plantule à l'adulte.

⊙ Glandes du rachis primaire des feuilles pennées et du rachis secondaire des feuilles bipennées.

Les glandes du rachis des premières feuilles pennées ont été observées dans les espèces

abyssinica subsp. *calophylla* (surtout à l'insertion d'une, deux ou trois paires proximales de folioles),
gerrardii var. *gerrardii* (insertion des folioles des feuilles mixtes),
hebeclada (insertion de la paire proximale de pennes),
rehmanniana (insertion des paires distale ou proximale de folioles),
robusta (insertion de la paire distale de folioles),
sieberana var. *woodii* (insertion de plusieurs paires de folioles distales et proximales, voir *fig.* 55),
galpinii (insertion de la paire proximale ou des paires distales de folioles),
nigrescens (insertion de la paire proximale ou de la paire distale de folioles).

Les glandes du rachis des pennes des feuilles bipennées ont été remarquées dans les espèces

gerrardii var. *gerrardii* (insertion des paires distales de folioles),
giraffae (insertion des paires distale et proximale de folioles),
rehmanniana (insertion des paires proximales de folioles),
robusta (insertion des paires distales de folioles),
sieberana var. *woodii* (insertion des paires distales ou proximales de folioles),
laeta (insertion de la paire distale de folioles),
senegal (insertion de la paire distale de folioles).

b. *Morphologie des glandes.*

⊙ Glandes du rachis primaire et du pétiole de la feuille bipennée.

Ces glandes ont le plus sovent la forme de petites pézizes (*fig.* 56, 57 ab) ou de verrues variablement déprimées à l'apex (*fig.* 58). Elles peuvent être un peu aplaties chez *A. kirkii* subsp. *kirkii*

(*fig.* 60) ou parfois légèrement pédonculées chez les *A. gerrardii* var. *gerrardii, giraffae, hockii, nilotica* subsp. *kraussiana, rehmanniana, robusta, tortilis* subsp. *heteracantha* et *nigrescens*. Ce pédoncule est particulièrement net chez *A. karroo* (*fig.* 59).

Les glandes du rachis et du pétiole sont parfois un peu différentes morphologiquement. Ainsi, chez le jeune *A. ataxacantha*, la glande du rachis est courte, de type verrue, à dépression apicale faible ou nulle, alors que la glande pétiolaire est fréquemment plus haute que large (elle peut mesurer 0,5 mm de long sur 0,2 mm de large sur la jeune plantule), mais à base non rétrécie (*fig.* 61 ab). La glande pétiolaire d'*A. kamerunensis* est un peu plus allongée que celle du rachis (*fig.* 57 a). Il en est de même chez *A. abyssinica* subsp. *calophylla*.

Structures particulières.

Sur un individu d'*A. giraffae* a été observée une glande partiellement dédoublée au niveau de l'insertion de la paire proximale de pennes (11e feuille). De même il est possible de voir, chez *A. ataxacantha*, l'assemblage de 2 ou 3 glandes pétiolaires non dissociées (*fig.* 61 c). Enfin 2 glandes nettement individualisées ont été remarquées chez *A. galpinii* à l'insertion de la paire distale de pennes d'une 5e feuille (*fig.* 62).

⊙ Glandes du rachis primaire des feuilles pennées et du rachis secondaire des feuilles bipennées.

Ces glandes, généralement de très petite taille, ont soit l'allure « verrue », soit l'allure « pézize » (*fig.* 55). Lorsqu'elles apparaissent aux insertions de plusieurs paires de folioles sur la même penne, leur taille décroît de l'extrémité (distale ou proximale) vers le milieu du rachis.

Structures particulières.

Des glandes partiellement dédoublées ont été remarquées dans les espèces *sieberana* var. *woodii* (*fig.* 55), *galpinii* et *abyssinica* subsp. *calophylla*.

Au total, cette étude fait ressortir

la précocité d'apparition des glandes pétiolaires dans plusieurs espèces d'Acacias *Vulgares*,

l'absence de glandes pétiolaires sur les jeunes Acacias *Gummiferae* (la glande pétiolaire la plus précoce dans ce groupe ayant été observée après la 20e feuille chez *A. abyssinica* subsp. *calophylla*),

l'originalité de l'espèce *ataxacantha* qui présente une glande pétiolaire de morphologie très particulière, apparaissant plus tôt que toute glande du rachis.

En outre, elle apporte quelques éléments pouvant servir à apprécier la signification de la glande du rachis et pose le problème de l'origine de la glande pétiolaire.

4. **Forme générale et nervation des folioles.**

Les folioles de la plantule, quelle que soit la feuille qui les porte, présentent toujours une dissymétrie à la base du limbe.

La foliole d'une 1re feuille, pennée ou bipennée, est grossièrement elliptique à elliptique étroite ou elliptico-oblongue. Il peut apparaître dans certains cas une nette différence de forme entre les folioles de la 1re feuille et celles de l'adulte. Chez *A. nigrescens* (*fig.* 64 ab) et *A. laeta,* cette différence peut apparaître sur le jeune Acacia entre des feuilles assez proches les unes des autres. Mais, généralement, les formes des folioles de l'adulte et de la plantule sont assez voisines surtout lorsque la 1re feuille a une structure bipennée (*A. ataxacantha, brevispica, kamerunensis*).

Particularités. Chez *A. macrothyrsa,* les folioles proximales des pennes ont souvent une structure aberrante : une partie plus ou moins importante du limbe foliolaire (partie distale) n'est pas chlorophyllienne mais jaunâtre, plus ou moins translucide, parfois nettement individualisée, constituant alors une sorte d'appendice de forme variable (*fig.* 67 ab).

La nervation des folioles a été observée sur des échantillons secs ou conservés dans l'alcool. Sur ces derniers, la nervation est très souvent d'une netteté suffisante, du fait de la disparition des pigments chlorophylliens. L'éclaircissement du limbe par la méthode précédemment indiquée n'est donc pas nécessaire dans la plupart des cas.

Les folioles sont penninerves. L'une des nervures secondaires, en général bien développée, prend naissance au sommet du pétiolule du côté où le limbe est le plus large. Nous l'appellerons nervure secondaire proximale. Elle peut être doublée, du même côté du limbe, par une autre nervure analogue mais plus courte.

L'examen, en herbier, de la nervation sur la face inférieure des folioles des feuilles de jeunesse permet d'établir la subdivision suivante :

a) la nervure principale, les nervures secondaires et une plus ou moins grande partie des nervures tertiaires sont apparentes :

les nervures sont très épaisses, la plupart nettement saillantes chez *A. giraffae* (*fig.* 63) ;

les nervures sont plus fines et légèrement saillantes chez les *A. nigrescens* (*fig.* 64 ab) et *laeta;*

b) la nervure principale et une partie des nervures secondaires s'insérant sur la nervure principale sont généralement apparentes :

les nervures secondaires sont, au moins en partie, légèrement saillantes chez les *A. farnesiana, macrothyrsa, robusta, sieberana* var. *woodii* (*fig.* 66), *brevispica* subsp. *brevispica,* et subsp. *dregeana, caffra, kamerunensis* et *galpinii;*

les nervures secondaires sont très légèrement saillantes chez *A. ataxacantha;*

c) la nervure principale et une (ou parfois deux) nervures secondaires proximales sont apparentes chez les *A. karroo, polyacantha,* subsp. *campylacantha* et *senegal;*

d) la nervure principale est en général seule apparente chez les *A. abyssinica* subsp. *calophylla, drepanolobium, gerrardii* var. *gerrardii, hebeclada, hockii, kirkii* subsp. *kirkii, lahai, luederitzii* var. *retinens, nilotica* subsp. *kraussiana* et subsp. *adstringens* (*fig.* 65), *rehmanniana, seyal* var. *seyal* et var. *fistula, sieberana* var. *villosa, tortilis* subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana.*

Remarque importante. La densité de la nervation foliolaire est particulièrement faible chez *A. giraffae* par rapport à celle que nous avons observée dans les autres espèces (*fig.* 63).

5. **Particularités.**

A l'insertion des pennes des feuilles bipennées peuvent être parfois observées des excroissances en languette, plus ou moins longues et redressées, poilues dans certains cas (*fig.* 68 b). A chaque paire de pennes peut correspondre une paire de languettes mais celles-ci n'existent pas nécessairement à la base de toutes les pennes. De telles languettes peuvent être visibles sur certaines feuilles dans les espèces *drepanolobium, hockii, karroo, kirkii* subsp. *kirkii, lahai, nilotica* subsp. *adstringens,* et subsp. *kraussiana, robusta, seyal* var. *fistula* et var. *seyal* et *caffra.*

Quelle est la valeur de ces excroissances?

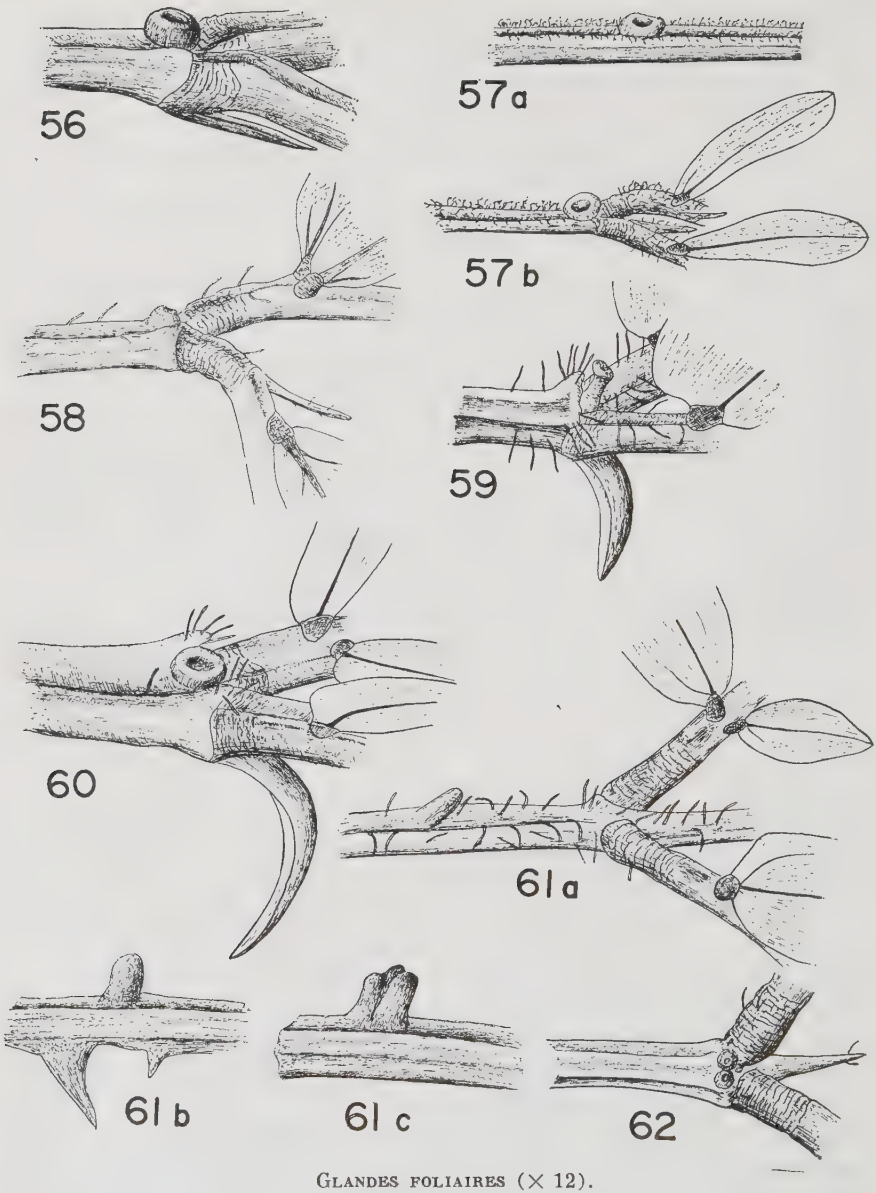
Sur un individu d'*A. hockii* il a été observé une foliole à la place de l'une des ces languettes (*fig.* 68a).

Ces excroissances, susceptibles d'être remplacées par des folioles, semblent donc bien correspondre à des folioles rudimentaires. On peut leur accorder la valeur de stipelles (voir K. Goebel, Organography of Plants, Vol. II, p. 380, Oxford, 1905).

G. Pilosité.

Nous nous limitons ici à quelques données macroscopiques.

Des poils glanduleux, brunâtres ou rougeâtres, en forme de massue ou « en chapelets », ont été observés sur tous les jeunes Acacias



Glandes foliaires (× 12).

Fig. 56 : *A. hebeclada,* glande du rachis I sur 10e feuille, à l'insertion de la paire distale de pennes. — Fig. 57 : a : glande pétiolaire sur 3e feuille; b : glande du rachis I, sur 3e feuille, à l'insertion de la paire distale de pennes. — Fig. 58 : *A. polyacantha* subsp. *campylacantha,* glande du rachis I, sur 4e feuille, à l'insertion de la paire distale de pennes. — Fig. 59 : *A. karroo,* glande du rachis I, sur 3e feuille, à l'insertion de la paire distale de pennes. Fig. 60 : *A. kirkii* subsp. *kirkii,* glande du rachis I, sur 5e feuille, à l'insertion de la paire distale de pennes. — Fig. 61 : *A. atuxacantha,* a, b : glandes pétiolaires sur 3es feuilles; c : glande pétiolaire triple sur 4e feuille. — Fig. 62 : *A. galpinii,* glandes du rachis I, sur 5e feuille, à l'insertion de la paire distale de pennes.

étudiés. Ils sont le plus souvent situés aux insertions des cotylédons, des pétioles, des pennes ou des folioles, plus rarement sur les entre-nœuds des tiges (*fig.* 36).

Ces poils, généralement peu denses, sont cependant particulièrement nombreux chez *A. brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana.*

Des poils tecteurs simples (non ramifiés), blanchâtres, existent dans les diverses espèces observées. Ils constituent un revêtement pileux très dense chez *A. rehmanniana,* moyennement dense chez les *A. drepanolobium, giraffae, karroo, lahai, brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana, caffra* et *kamerunensis.* Il est visible sur les tiges, pétioles, rachis et parfois même sur les stipules et les bords des folioles. Dans les autres espèces, la pilosité est plus faible, se cantonnant souvent sur les rachis et pétioles ou même plus particulièrement au niveau des insertions des pennes ou des folioles. Les espèces *kirkii* subsp. *kirkii, macrothyrsa, robusta, nigrescens* sont subglabres.

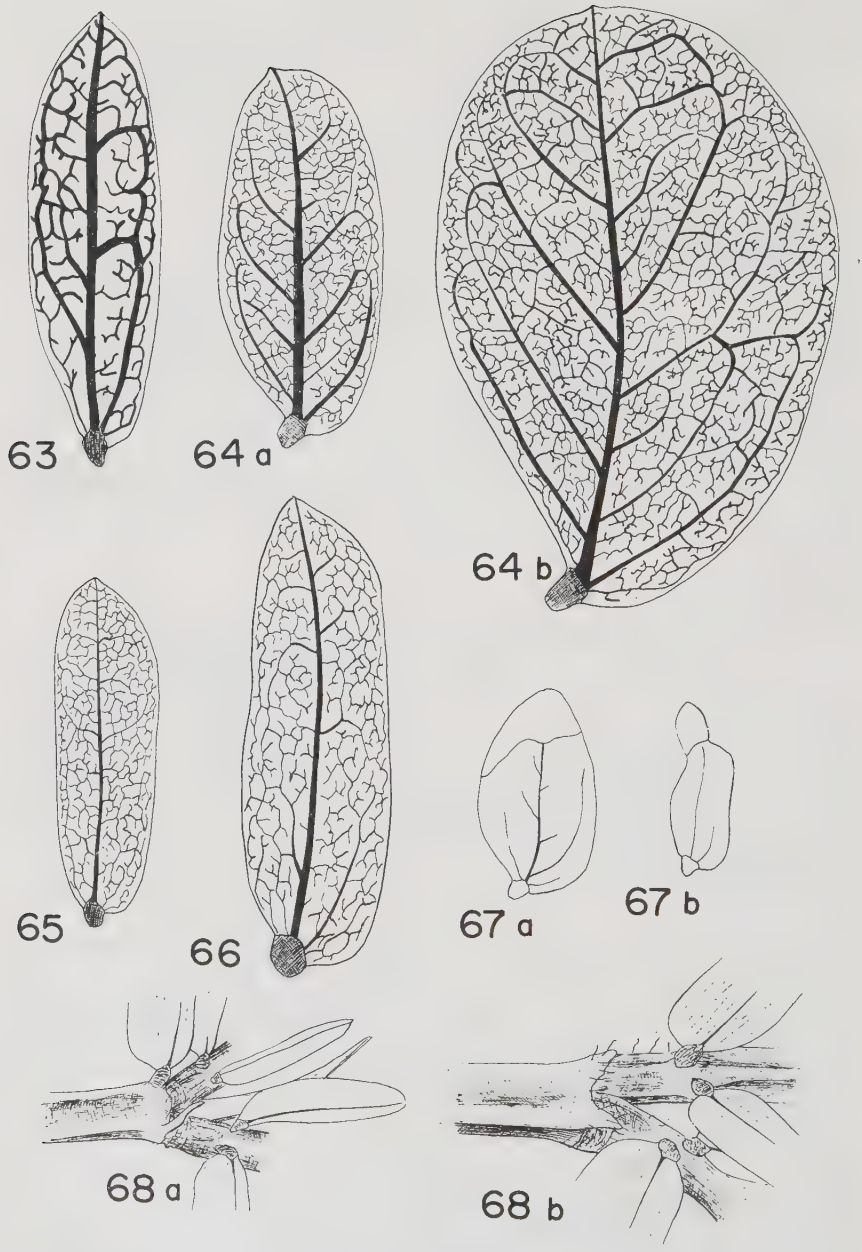
INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Nous ne reviendrons pas ici sur l'intérêt de certaines observations rapportées plus haut et susceptibles d'aider à mieux comprendre certains phénomènes morphologiques tels que le passage de la feuille pennée à la feuille bipennée (feuilles mixtes) ou l'origine des glandes foliaires (valeur des glandes doubles et de la glande pétiolaire).

Nous insisterons plus particulièrement sur l'exploitation possible de ces résultats pour la mise en évidence d'affinités ou dissemblances entre les espèces et sur leur utilisation pour la taxonomie du genre *Acacia.*

Précisons d'abord les caractères communs aux plantules des diverses espèces étudiées.

La germination est phanérocotylaire. L'hypocotyle est chlorophyllien et bien développé. Les cotylédons, portés au-dessus du sol, sont verts sur leurs deux faces, plus ou moins charnus, et ont une nervation de type flabellé. Les feuilles s'insèrent sur deux hélices foliaires dextrorses ou sinistrorses; elles sont plus ou moins rapidement bipennées et généralement munies de glandes ordinairement plus précoces sur le rachis que sur le pétiole. Les folioles sont penninerves et dissymétriques à la base. Des poils glanduleux de densité variable sont généralement apparents aux insertions des cotylédons, des feuilles, des pennes et des folioles.



Folioles et stipelles.

Fig. 63 : *A. giraffae*, niveau 1re feuille (× 8). — Fig. 64 : *A. nigrescens*, a : niveau 1re feuille; b : niveau 5e feuille (× 8). — Fig. 65 : *A. nilotica subsp. adstringens*, niveau 5e feuille (× 8). — Fig. 66 : *A. sieberana* var. *woodii*, niveau 1re feuille (× 8). — Fig. 67 a, b : *A. macrothyrsa*, folioles proximales aberrantes, face supérieure (× 12). — Fig. 68 a, b : *A. hockii*, stipelles à l'insertion des pennes sur une 4e et une 6e feuille (× 12).

Les différences morphologiques enregistrées entre les espèces sont diversement utilisables pour l'établissement de subdivisions reflétant les affinités naturelles des Acacias africains. La recherche d'une hiérarchie des caractères nous a conduit à donner la prééminence, par ordre d'importance, aux critères suivants :

type de spinescence (critère de BENTHAM),
mode de succession foliaire,
caractère du collet.

Il apparaît ainsi trois groupes d'Acacias bien caractérisés.

1. Spinescence non stipulaire. Aiguillons épars. Mode de succession foliaire 3 (1re feuille portant généralement 2 paires de pennes). Variations ontogéniques foliaires exceptionnelles. Collet peu ou faiblement renflé sur la jeune plantule, non renflé sur la plantule plus âgée.

A. ataxacantha, A. brevispica subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana, A. kamerunensis.*

2. Spinescence non stipulaire. Aiguillons épars; 2 aiguillons infrastipulaires; parfois un aiguillon infrapétiolaire. Modes de succession foliaire 2, rarement 1 B. Variations ontogéniques foliaires peu fréquentes. Collet nettement renflé en général.

A. caffra, A. galpinii, A. laeta, A. nigrescens, A. polyacantha subsp. *campylacantha, A. senegal.*

3. Spinescence stipulaire. Pas d'aiguillons. Modes de succession foliaire 1 A, 1 B, 2 (très exceptionnellement 3, avec une 1re feuille à 1 paire de pennes). Variations ontogéniques foliaires fréquentes. Collet nettement renflé.

Acacias *Gummiferae.*

GROUPE 1

Dans ce groupe, il faut noter les particularités de deuxième ordre suivantes :

— les cotylédons persistent sur la plantule jusqu'au stade 3e ou 4e feuille environ;
— la nervation secondaire est sensible à la face inférieure de la foliole;
— les glandes foliaires (du rachis et du pétiole) sont précoces.

On peut classer les espèces en deux sous-groupes nettement caractérisés.

1a. Pétiole cotylédonaire très court à subnul. Cotylédons demeurant dressés. Stipules des deux premières feuilles uninervées, binervées ou trinervées; stipules suivantes plurinervées. Légère saillie

au niveau de l'insertion des cotylédons. Glande[18] du pétiole, à l'aspect d'une petite pézize, plus tardive que les glandes du rachis (celles-ci possibles à partir de la première feuille).
A. brevispica subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana*, *A. kamerunensis*.

1b. Pétiole cotylédonaire moyen (1/4 à 1/7e de la longueur totale du cotylédon). Cotylédons épanouis peu à peu lorsque la plantule se redresse. Stipules plurinervées dès la première feuille. Pas de saillie au niveau de l'insertion des cotylédons (continuité épicotyle-hypocotyle). Glande pétiolaire massive, souvent plus haute que large, plus précoce que les glandes du rachis primaire (celles-ci possibles à partir des 4e et 5e feuilles).
A. ataxacantha.

Groupe 2

Ce groupe rassemble des espèces présentant les points communs suivants :

— les cotylédons ont un limbe large (le rapport Lc2/lc variant en moyenne de 0,95 à 1,2) et un pétiole moyen à long (de longueur moyenne variant entre le 1/6 et le 1/3 de la longueur totale du cotylédon) ;
— les glandes foliaires sont précoces (exception faite d'*A. caffra*) apparaissant d'abord sur le rachis puis sur le pétiole;
— les nervures secondaires ou même tertiaires sont plus ou moins visibles à la face inférieure de la foliole.

On peut établir une subdivision en trois sous-groupes.

2a. Stipules uninervées dès la première feuille. Aiguillons épars rares. Glandes possibles sur le rachis primaire des feuilles pennées ou sur le rachis secondaire des feuilles bipennées.

Aiguillon infrapétiolaire, possible mais rare. Nervation secondaire et pour une part tertiaire visible à la face inférieure de la foliole. Première feuille pennée portant de 3 à 5 paires de folioles.

A. laeta, *A. nigrescens*.

Aiguillon infrapétiolaire absent. Nervation secondaire légèrement visible à la face inférieure de la foliole. Première feuille pennée portant de 7 à 12 paires de folioles.

A. galpinii.

---

18. Rappelons que l'absence de matériel suffisant ne nous a pas permis de contrôler l'homologie entre les deux sous-espèces d'*A. brevispica* en ce qui concerne les glandes foliaires.

2b. Stipules uninervées dès la 1re feuille ou stipules binervées à trinervées jusqu'à la 5e feuille, uninervées ensuite.
Aiguillons épars rares. Aiguillon infrapétiolaire toujours présent. Glandes possibles sur le rachis secondaire des feuilles bipennées.

A. senegal.

2c. Stipules des premières feuilles binervées à trinervées, au plus tard jusqu'à la 5e ou la 6e feuille, uninervées ensuite.
Aiguillons épars fréquents. Aiguillon infrapétiolaire assez souvent possible. Glandes absentes sur les rachis primaires des feuilles pennées ou sur les rachis secondaires des feuilles bipennées.

A. caffra, A. polyacantha subsp. *campylacantha.*

Groupe 3

Dans ce groupe, qui s'identifie à la série des *Gummiferae* de Bentham, la glande pétiolaire n'apparaît pas sur les premières feuilles (elle se manifeste au plus tôt après la 20e feuille chez *A. abyssinica* subsp. *calophylla*).

Il n'apparaît pas ici de sous-groupes aux caractéristiques nettement tranchées. Malgré leur diversité, les types cotylédonaires ne peuvent servir de base à un classement du fait de l'existence d'intermédiaires entre eux, qui établissent une sorte de continuité entre les espèces. Une subdivision basée sur les modes de succession foliaire se heurte à une difficulté identique car ces modes sont complémentaires les uns des autres (existence de plusieurs modes par espèce ou de modes mixtes). Une subdivision « horizontale » cohérente ne semble donc pas possible ici. Toutefois, les modes de succession foliaire sont parfaitement utilisables pour un premier classement ordonné, mettant en série les différentes espèces dans une succession « verticale ».

Quelques remarques intéressantes peuvent être faites à propos de ce classement (déjà réalisé dans le paragraphe consacré aux modes de succession foliaire p. (32)). Lorsque deux modes de succession foliaire au moins se manifestent dans une espèce, celle-ci :
— présente toujours des variations ontogéniques foliaires (voir p. (40)),
— conserve, dans l'ensemble, plus longtemps ses cotylédons (jusqu'au stade 10e feuille ou au-delà),
— manifeste une spinescence plus précoce, généralement susceptible de s'exprimer entre la 3e et la 7e feuille, ou même exceptionnellement dès la première feuille.

En fait, un tel classement linéaire uniquement lié au mode de succession foliaire apparaît insuffisant. Il ne fournit qu'une idée

approchée des parentés naturelles entre les espèces (cf. les corrélations déjà évoquées). Il est donc nécessaire de l'améliorer à l'aide de critères supplémentaires.

Ainsi, par exemple, le rapprochement des espèces *farnesiana* et *sieberana* var. *woodi* peut être consolidé car ces deux espèces ont des types cotylédonaires très voisins; leur regroupement avec l'*A. robusta* paraît également plausible car, outre leurs affinités du point de vue spinescence ou durée des cotylédons, ces espèces ont toutes trois une nervation secondaire apparente à la face inférieure des folioles.

Le voisinage de ces dernières espèces avec *A. giraffae*, s'il exprime certaines affinités, n'est cependant pas la preuve d'une parenté très proche : *A. giraffae* manifeste en effet une originalité certaine parmi les *Gummiferae* en raison des particularités de sa nervation foliolaire et de la précocité remarquable de sa spinescence stipulaire. De même, les affinités ne sont pas nécessairement étroites entre les *A. lahai, luederitzii* var. *retinens* et *macrothyrsa* bien qu'elles appartiennent aux espèces du mode 2, présentent un limbe cotylédonaire de forme semblable et manifestent en moyenne plus tardivement leur spinescence stipulaire que la plupart des autres espèces *Gummiferae*. L'étude des plantules ne saurait suffire à résoudre ce problème. Constatons néanmoins la grande originalité de l'espèce *macrothyrsa* au sein de ce « groupe » (folioles proximales des pennes de structure aberrante, nervation latérale du pétiole coylédonaire précocement dissociée, nervation secondaire apparente à la face inférieure des folioles).

Certaines espèces ou sous-espèces éloignées par ce classement doivent nécessairement être rapprochées les unes des autres. Ainsi, les affinités sont étroites entre les deux sous-espèces *adstringens* et *kraussiana* d'*A. nilotica* car elles sont analogues par les types cotylédonaires, la spinescence, la persistance des cotylédons et peuvent toutes deux posséder des stipelles à l'insertion des pennes.

De même, il faut rapprocher les espèces *A. hockii* et *A. seyal* (var. *seyal* et *fistula*) tardivement spinescentes, aux types cotylédonaires voisins et portant éventuellement des stipelles. De la même façon, on peut rassembler les *A. kirkii* subsp. *kirkii, A. farnesiana* et *A. sieberana* var. *woodii* du fait de la similitude de leurs types cotylédonaires. Pour la même raison la réunion des *A. abyssinica* subsp. *calophylla* et *A. drepanolobium* est souhaitable.

Au total, il apparaît donc que si l'on veut tenir compte globalement des corrélations entre modes de succession foliaire et certains autres critères il faut envisager un nouveau classement « vertical », non pas linéaire, mais à plusieurs ramifications dans lesquelles les

espèces seraient mises en série d'après les modes de succession foliaire.

En conclusion, l'étude de la morphologie des plantules met en évidence de nouvelles subdivisions possibles parmi les Acacias africains.

La série des *Vulgares* de BENTHAM est, en fait, un ensemble hétérogène dans lequel se distinguent nettement :

les *A. brevispica* et *kamerunensis* (appartenant au groupe « *pennata* ») ;

l'*A. ataxacantha,*

les *A. caffra, galpinii, laeta, nigrescens, polyacantha* subsp. *campylacantha* et *senegal.*

Les Acacias du groupe « *pennata* » et l'*A. ataxacantha,* malgré quelques affinités, doivent néanmoins être nettement séparés en raison de particularités morphologiques très distinctes.

Les Acacias du dernier groupe forment par contre un ensemble bien caractérisé, à beaucoup d'égards homogène.

La série des *Gummiferae* de BENTHAM apparaît comme un ensemble complexe, mais néanmoins original et bien individualisé, formé d'une mosaïque d'espèces qui pourraient vraisemblablement être regroupées dans des lignées distinctes.

Cette subdivision des Acacias africains ne rend pas compte de tous les liens possibles entre ceux-ci. Certains caractères essentiels tels que la nervation stipulaire (chez les Acacias *Vulgares*), ou les modes de succession foliaire (dans l'ensemble des Acacias), ajoutés à d'autres critères tels que la cytologie, la morphologie des pollens, des graines, ou de l'adulte, pourront intervenir utilement dans une discussion ultérieure sur la phylogénie du genre Acacia.

BIBLIOGRAPHIE[19]

AUBREVILLE (A.). 1950. Flore forestière soudano-guinéenne. A.O.F., Cameroun, A.E.F., Paris, 523 p.

BAKER (E. G.). 1926-1930. The *Leguminosae* of Tropical Africa. Erasmus Press, Ostend, pp. 777-871.

BENTHAM (G.). 1875. Revision of the suborder *Mimoseae. Trans. Linn. Soc. London,* 30, pp. 335-668, plates LXVI-LXX.

BRENAN (J. P. M.). 1957. Notes on *Mimosoideae* III. *Kew Bulletin,* n° 1, pp. 75-96.

BRENAN (J. P. M.). 1957. Notes on *Mimosoideae* IV. *Kew Bulletin,* n° 3, pp. 357-372.

19. Seules les références les plus importantes sont indiquées ici.

Brenan (J. P. M.). 1959. *Leguminosae* — Subfamily *Mimosoideae* in Flora of Tropical East Africa, 173 p., 23 pl. dessins, Crown agents for Oversea Governments and Administration, London.

Brenan (J. P. M.). 1968. Notes on *Mimosoideae* XI. *Kew Bulletin,* 21, pp. 477-483.

Brenan (J.P.M.). et A. Exell. 1957. *Acacia pennata* and its relatives in tropical Africa. *Bol. Soc. Brot.,* 31, Ser. 2 a, pp. 99-140.

Burtt Davy (J.). 1932. A manual of the flowering plants and ferns of the Transvaal. Part 2, pp. 331-350, fig. 56-60, Longmans Green and Co, London.

Cambage (R. H.). 1915. *Acacia* seedlings. Part 1. *Journ. and Proc. Royal Soc. New South Wales,* XLIX, art. III, pp. 81-121, Sydney.

Cambage (R. H.). 1928. *Acacia* seedlings. Part XIII, *Journ. and Proc. Roy. Soc. New South Wales,* LXII, pp. 152-167, Sydney.

Chevalier (A.). 1928. Révision des acacias du Nord, de l'Ouest et du Centre africain. *Rev. d'Agric. col. Bot. Appl.,* pp. 46-52; 123-130; 197-211, Paris.

Codd (L. E. W.). 1951. Trees and shrubs of the Kruger national Park. *Union of South Africa, Department of Agriculture, Botanical Survey, Memoir n° 26,* 192 p., 165 fig., 7 pl., Pretoria.

Dale (I. R.) et P. J. Greenway. 1961. Kenya trees and shrubs. 654 p., 110 fig., 31 pl. coul., 1 carte h.-t., 80 phot., Buchanan's Kenya Estates limited, Nairobi et Hatchards, London.

Duke (J. A.). 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri botanical Garden,* 52, pp. 314-350, 21 pl. h.-t.

Fuchs (Ch.). 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of Whole plant or plant organs. *Stain Technology,* 38, n° 3, pp. 141-144.

Gilbert (G.) et G. Boutique. 1952. *Mimosaceae.* in Flore du Congo Belge et du Ruanda-Urundi — Spermatophytes — vol. III. Public. Inst. nat. Etudes agr. Congo Belge, INEAC, Bruxelles, pp. 137-235.

Gordon-Gray (K. D.). 1965. *Acacia robusta* Burch. et *Acacia clavigera* E. Mey. in Natal, South Africa. *Brittonia,* 17, n° 3, pp. 202-212.

Harvey (W.) et O. W. Sonder. 1859-1925. *Leguminosae* in *Flora Capensis,* Vol. II, 1894, London.

Hutchinson (F. L. S.) et B. Dalziel. 1958. Flora of West Tropical Africa. 2e édition, Vol. I, Part II, *Mimosaceae,* pp. 484-504, London.

Karschon (R.). 1961. Contributions to the arboreal flora of Israël : *Acacia raddiana* Savi and *A. tortilis* Hayne. *La Yaaran,* vol. 11, n° 3-4, pp. 5-14.

Keay (R. W. J.) et J. P. M. Brenan. 1950. *Acacia sieberiana* and varieties. in Tropical african plants, XXI, *Kew Bull.,* n° 3, pp. 364-366.

Monod (Th.) et Cl. Schmitt. 1968. Contribution à l'étude des pseudogalles formicaires chez quelques acacias africains. *Bulletin I.F.A.N.,* XXX, sér. A, n° 3, pp. 953-1012, 25 pl. phot.

Oliver (D.). 1871. Flora of Tropical Africa, Vol. II, 613 p., London. Reeve and Co, Edit.

Roberty (G.). 1947-48. Les représentants ouest-africains du genre *Acacia* dans les herbiers génevois. *Candollea,* 11, pp. 113-74.

Ross (J.). 1966. *Acacia ataxacantha* in Africa with particular reference to Natal. *Webbia,* 21, pp. 629-652.

Ross (J. H.) et J. P. M. Brenan. 1967. Notes on *Mimosoideae* X. *Kew Bulletin,* 21, n° 1, pp. 67-73.

Ross (J. H.) et K. D. Gordon-Gray. 1966. *Acacia brevispica* and *Acacia schweinfurthii* in Africa, with special reference to Natal. *Brittonia,* Vol. 18, n° 1, pp. 44-63.

Schreiber (A.). 1967. *Mimosaceae* in Prodromus einer Flora von Südwestafrika, Herausgegeben von H. Merxmüller, 58, 19 p., Verlag von J. Cramer, Lehre.

Sim (Th.). 1909. Forest flora and forest resources of Portuguese East Africa. Aberdeen. *Mimoseae,* pp. 52-60, pl. XXXIII-XLIV.

Trochain (J. L.). 1940. Contribution à l'étude de la végétation du Sénégal. Mémoires I.F.A.N. et Thèse Fac. Sc. Paris, 433 p., 30 fig., 30 pl. h.-t.

Troup (R. S.). 1921. The silviculture of Indian trees. Vol. II, pp. 337-486, fig. 137-183, avec phot. et pl. coul., Oxford, Clarendon Press.

Vassal (J.). 1965. Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 100, pp. 312-320, 9 fig.

Vassal (J.). 1967. Variations individuelles au cours des premiers stades foliaires chez *Acacia caven. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 103, pp. 223-231, 3 fig.

Vassal (J.). 1967. La plantule d'*Acacia albida* Del. [= *Faidherbia albida* (Del.) Chev.]. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 103, pp. 583-589, 2 fig.

Verdoorn (I. C.). 1942. *Acacia robusta.* in Phillips (E. P.). The flowering plants of South Africa, vol. XXII, 1 pl. couleur n° 851.

Verdoorn (I. C.). 1954. The nomenclature of the Cape *Acacia. Bothalia,* 6, 2, pp. 411-412, 2 fig.

White (F.). 1962. Forest flora of Northern Rhodesia. 1 vol., 454 p. (*Mimosoideae,* pp. 74-94), Oxford. University Press.

(Laboratoire de Botanique,
Faculté des Sciences de Toulouse.)

(Travaux Lab. for. de Toulouse,
t. I, Vol. VIII, art. III, 1969)

EXTRAIT DU BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE
T. 107, 1971, PP. 157-190.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES D'ACACIA. ACACIAS AMÉRICAINS, ACACIAS ASIATIQUES.

par J. VASSAL

RÉSUMÉ

Dans cette note sont exposés les résultats d'une étude morphologique des plantules de quelques espèces américaines et asiatiques du genre *Acacia* appartenant aux séries *Gummiferae* et *Vulgares*.

A partir de ces données nouvelles est établi un classement des espèces. *A. greggii*, à germination cryptocotylaire et feuilles primordiales atrophiées, doit être dissocié des autres espèces. Celles-ci, à germination phanérocotylaire et feuilles primordiales bien développées, sont classées selon le type de spinescence, les modes de succession foliaire et les caractères du collet. Ainsi sont séparés les groupes suivants :

— *A. berlandieri, bonariensis, donnaiensis,*
— *A. catechu, lenticularis, modesta, polyacantha* subsp. *polyacantha,*
— Acacias du groupe *Gummiferae,* auxquels est adjoint *A. coulteri,* placé par BENTHAM parmi les *Vulgares*.

Les Acacias *Vulgares* correspondent donc à un assemblage d'espèces hétérogène. Les Acacias *Gummiferae* forment un groupe original et complexe mais à certains égards homogène, dans lequel les espèces se situent vraisemblablement dans des lignées phylétiques distinctes.

HISTORIQUE ET BUT RECHERCHÉ

La morphologie des plantules des Acacias américains et asiatiques est, à ce jour, à peu près totalement inconnue. Seules quelques espèces indiennes ont été étudiées par R. S. TROUP [1921]. L'auteur donne en effet des descriptions illustrées des espèces *A. arabica* (LAM.) WILLD. [= *A. nilotica* (L.) DEL.], *A. leucophloea* (ROXB.) WILLD. et *A. catechu* (L. f.) WILLD. Pour notre part nous avons déjà apporté quelques précisions sur la morphologie des feuilles primordiales des *A. berlandieri* BENTH., *bonariensis* GILL. ex HOOK & ARN. et *modesta* WALL. [1965].

Au total, les données concernant l'ontogénie des Acacias asiatiques et américains sont encore peu nombreuses ou incomplètes. Notre but est de contribuer à combler cette lacune et d'exploiter ces nouveaux documents pour une étude critique des problèmes taxonomiques et phylogéniques dans le genre *Acacia*.

MATÉRIEL UTILISÉ

Quelques graines nous ont été fournies par divers Jardins Botaniques ou organismes forestiers ainsi que par des établissements spécialisés dans la vente des semences. Nous devons à l'active participation de MM. A. Krapovickas, H. Puig et J. Rzedowski pour l'Amérique, et F. Blasco, P. Lalande, P. Legris, V. J. Nair et J.-P. Troy pour l'Asie, d'avoir obtenu des graines récoltées sur le terrain et assorties d'un herbier de référence. Que ces collecteurs veuillent bien trouver ici l'expression de notre plus vive gratitude.

L'authentification de quelques espèces est due à MM. A. Burkart et J. Rzedowski. Le Dr J.-P.-M. Brenan nous a aimablement procuré des graines de référence provenant d'herbiers d'Acacias indiens de Kew. Nous avons enfin confronté certains échantillons avec quelques spécimens déposés au Laboratoire de Phanérogamie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, ceci grâce à l'aimable obligeance de M. le Professeur J. F. Leroy.

Les germinations ont été réalisées en serres en lumière naturelle et à la fin du printemps. Les graines ont subi préalablement une scarification partielle à l'opposé du hile, pour favoriser la levée des plantules. Celle-ci a pu être généralement observée dans la quinzaine de jours suivant la mise en germination.

ESPÈCES ÉTUDIÉES[1].

Nous séparons globalement les espèces suivant leur origine asiatique ou américaine. La subdivision en *Gummiferae* et *Vulgares* correspond à la conception de Bentham.

ACACIAS ASIATIQUES

Série des Gummiferae.

1. *A. horrida* (L.) Willd. [= *A. latronum* (L. f.) Willd.]
— Inde, versant Nord des Ghats, coll. F. Blasco, 1969, réf. gousses, dét. F. Blasco, plantules AC 675.
— Inde, Palni, coll. F. Blasco, 10-1-1969, réf. Herb. 1633, dét. F. Blasco, plantules AC 676.
— Inde, Trichy, coll. J.-P. Troy, 7-1968, réf. Herb. sans n°, dét. J. P. Troy et F. Blasco, plantules AC 677.

2. *A. leucophloea* (Roxb.) Willd.
— Inde, Palni, coll. F. Blasco, 18-1-1969, réf. Herb. 1632, dét. F. Blasco, plantules AC 680.

1. Lorsqu'aucune indication n'est fournie sur la détermination du matériel, celle-ci a été effectuée par le collecteur et contrôlée par nos soins.

3. *A. nilotica* (L.) Del. subsp. *indica* (Benth.) Brenan
— Inde, Manapparai, coll. J. P. Troy, 14-5-1968, réf. Herb. sans n°, dét. J. P. Troy et J. Vassal, plantules AC 683.

Série des Vulgares.

4. *A. catechu* (L. f.) Willd.
— Inde, coll. F. Blasco, réf. gousses, dét. J. Vassal, plantules AC 720.
— Inde, coll. Forest Research Institute, Dehra Dun, plantules AC 659.
— Inde, coll. Ets Versepuy, Le Puy, France, plantules AC 722.

5. *A. donnaiensis* Gagnep.
— Indochine, coll. A. Brunel, réf. Herb. sans n°, dét. A. Brunel, plantules AC 715.

6. *A. lenticularis* Lam. ex Wall.
— Inde, coll. Forest Research Institute, Dehra Dun, plantules AC 602, AC 648.

7. *A. modesta* Wall.
— Inde, coll. Forest Research Institute, 1962 et 1967, Dehra Dun, plantules AC 405, AC 498, AC 603.

8. *A. polyacantha* Willd. subsp. *polyacantha* Brenan [= *A. suma* (Roxb.) Buch.-Ham. ex Voigt]
— Inde, coll. Forest Research Institute, Dehra Dun, plantules AC 657.

ACACIAS AMÉRICAINS

Série des Gummiferae.

9. *A. amentacea* D. C.
— Mexique, Nuevo Morelos, Tamaulipas, coll. H. Puig, 13-6-1969, réf. Herb. 4789, dét. H. Puig, plantules AC 719.

10. *A. caven* (Mol.) Mol.
— Argentine, San Luis del Palmar, Corrientes, coll. A. Krapovickas et R. A. Palacios, 14-1-1966, réf. Herb. 11939, dét. A. Krapovickas et R. A. Palacios, plantules AC 531.
— France, Villa « Les Cèdres », Saint-Jean-Cap-Ferrat, coll. J. Marnier-Lapostolle, réf. Herb. J. Vassal 112, plantules AC 422.
— Sardaigne, coll. Istituto ed Orto Botanico dell'Universita, Cagliari, réf. gousses, plantules AC 139, AC 421.
— Italie, coll. Istituto ed Orto Botanico dell'Universita, Rome, plantules AC 137, AC 424.
— Tunisie, coll. I.N.R.A.T., Ariana, plantules AC 138, AC 423.

11. *A. constricta* Benth.
— Mexique, Ouest de Ciudad del Maïz, San Luis Potosi, coll. H. Puig, 10-1968, réf. Herb. 3460, dét. H. Puig, plantules AC 687.

12. *A. pennatula* (Cham. et Schlecht.) Benth.
— Mexique, 6 km à l'Est de Naranjos, San Luis Potosi, coll. H. Puig, 13-10-1968, réf. Herb. 3409, dét. H. Puig, plantules AC 685.

13. *A. sphaerocephala* Cham. et Schlecht.
— Mexique, entre Nuevo Morelos et Los Naranjos, Tamaulipas, coll. H. Puig, 13-10-1968, réf. gousses, dét. H. Puig, plantules AC 686.

— Mexique, Vista Hermosa, Nuevo Morelos, Tamaulipas, coll. H. Puig, 1967, réf. Herb. 2376, dét. H. Puig, plantules AC 616.

14. *A. vernicosa* Standl.
— Mexique, entre Higuerillas et Vizzaron, Queretaro, coll. H. Puig, 15-10-1968, réf. Herb. 3467, dét. H. Puig, plantules AC 684.

Série des Vulgares.

15. *A. berlandieri* Benth.
- Mexique, Nord de Tula, Tamaulipas, coll. H. Puig, 11-6-1969, réf. Herb. 4741, dét. H. Puig, plantules AC 718.
— U.S.A., Superior, Arizona, coll. Boyce Thompson Southwestern Arboretum, plantules AC 671.

16. *A. bonariensis* Gill. ex Hook. & Arn.
— Paraguay, Isla Carpincho, coll. Troels Myndel Pedersen, 26-4-1961, réf. Herb. 6000, dét. Troels Myndel Pedersen, plantules AC 691.
— Argentine, Castelar, Prov. Buenos Aires, coll. I.N.T.A., Instituto de Botanica Agricola, plantules AC 392.
— Monaco, coll. Jardins Botaniques de la Principauté, plantules AC 394.

17. *A. coulteri* Gray ex Benth.
— Mexique, 10 km Nord de Llera, RF 85, Tamaulipas, coll. H. Puig, 12-10-1968, réf. Herb. 3393, dét. H. Puig, plantules AC 693.
— Mexique, Tamaulipas, coll. H. Puig, 1969, réf. gousses, dét. H. Puig, plantules AC 694.

18. *A. greggii* Gray
— U.S.A., coll. Rancho Santa Ana Botanic Garden, Claremont, Californie (arbres mères issus de graines provenant de Morongo Pass, Riverside County, Californie), 20-8-1957, réf. Herb. sans n° et Herb. Rancho Santa Ana 22664, plantules AC 644, AC 401.
— U.S.A., Oak Creek Canyon, Central Arizona, coll. Herbst Brothers, New York, plantules AC 497.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CRITÈRES UTILISÉS

Les critères utilisés ici sont ceux que nous avons déjà sélectionnés pour l'étude des plantules des Acacias africains.

Les données quantitatives moyennes sont généralement approchées, le nombre de mesures étant rarement égal à la trentaine. Ces valeurs sont néanmoins préférables à des indications peu précises telles que « pétiole coylédonaire court » ou « épicotyle moyen » par exemple. Les valeurs absolues sont données à titre indicatif; les valeurs relatives fournissent des indications plus utiles car moins sensibles aux conditions locales de culture.

MORPHOLOGIE DES PLANTULES

I. TYPE DE GERMINATION (cf. terminologie de Duke, 1965).

Trois cas peuvent se présenter :

A) Les cotylédons se dégagent des téguments séminaux et s'épanouissent nettement au-dessus du sol après redressement et allongement très sensible de l'hypocotyle (voir les longueurs de l'hypocotyle dans le tableau de la p. (7); se référer aux figures 3 a, 3 b, 3 c, p. 8 *in* « Acacias africains », 1969). A l'exception des *A. berlandieri, greggii* et *lenticularis,* toutes les espèces étudiées se rattachent à ce type de germination *phanérocotylaire.*

B) Les cotylédons se dégagent des téguments mais s'épanouissent au niveau du sol. L'hypocotyle est très peu développé et n'atteint pas 1 cm. L'axe épicotylé est médian. Les *A. berlandieri* (*fig.* 9) et *lenticularis* appartiennent à ce type de germination qui peut être considéré comme une variante du type *phanérocotylaire.* Il s'identifie au type C de germination « épigée » distingué par Léonard [1957].

C) Les cotylédons ne se dégagent pas des téguments. L'axe épicotylé est latéral par rapport aux coylédons; l'hypocotyle est très court à subnul. Ce type de germination typiquement *cryptocotylaire* (*fig.* 14 a) caractérise *A. greggii.*

II. PLANTULES AUX STADES COTYLÉDONAIRE ET FEUILLÉ.

Les observations sont faites après complet développement des cotylédons, c'est-à-dire lorsque ceux-ci sont épanouis (germination phanérocotylaire) ou lorsque l'axe épicotylé est bien développé (germination cryptocotylaire).

A. COLLET

Les Acacias *Gummiferae* ont un collet généralement net, marqué le plus souvent par une crête annulaire, ou parfois par un rétrécissement très sensible (cf. *fig.* 3 c, 9, 10 a *in* « Acacias africains » 1969).

Chez les Acacias *Vulgares,* deux cas se présentent.

— Le collet se signale par une faible crête annulaire ou par un rétrécissement léger chez les *A. catechu, coulteri, donnaiensis, lenticularis, modesta, polyacantha* subsp. *polyacantha* (cf. *fig.* 5, 7 a *in* « Acacias africains » 1969).

— Le collet n'est pas saillant ou marqué par un très faible rétrécissement qui disparaît rapidement dès l'apparition des feuilles (*fig.* 9 et 14 a). La distinction entre la racine et l'hypocotyle ne

peut alors se faire que grâce à la teinte verdâtre de l'hypocotyle sur la jeune plantule. Ce type de collet a été observé sur les *A. berlandieri, bonariensis* et *greggii.*

B. HYPOCOTYLE

Les longueurs extrêmes de l'hypocotyle sont reportées dans le tableau de la page (7).

L'hypocotyle est très court à subnul chez *A. greggii* (*fig.* 14 a). Il est court (inférieur à 1 cm) chez les *A. berlandieri* (*fig.* 9) et *lenticularis.* Il dépasse généralement 1 cm chez les Acacias à germination phanérocotylaire. L'hypocotyle le plus long a été mesuré sur l'espèce *A. sphaerocephala* (52 mm).

C. COTYLÉDONS

1. Situation respective, passage hypocotyle-épicotyle.

Les cotylédons sont opposés.

Chez les *Gummiferae,* les pétioles coylédonaires sont engainants : épicotyle et hypocotyle sont ainsi délimités par une saillie plus ou moins prononcée. Sur les espèces à pétiole court (*A. pennatula* notamment), les cicatrices pétiolaires sont larges et proches l'une de l'autre latéralement.

Chez les *Vulgares* deux cas peuvent se présenter.

— La limite épicotyle-hypocotyle est marquée par une saillie (pétiole coylédonaire engainant). C'est le cas chez les *A. catechu, coulteri, lenticularis, modesta* et *polyacantha* subsp. *polyacantha.*

— La limite épicotyle-hypocotyle n'est pas saillante, ou à peine saillante. C'est le cas chez les *A. berlandieri, greggii, bonariensis* et *donnaiensis.* Les plantules de ces deux dernières espèces ont de très larges cicatrices cotylédonaires car les cotylédons sont sessiles à subsessiles.

2. Couleur, consistance.

Lorsqu'ils sont dégagés de la coque tégumentaire, les cotylédons deviennent chlorophylliens, exception faite d'*A. greggii* dont les cotylédons demeurent enfermés dans les téguments séminaux. Leur consistance est moyennement ou fortement charnue. Ce fait est illustré par les mesures de l'épaisseur des cotylédons indiquées dans le tableau de la page (7). Ils demeurent charnus au cours des premiers stades foliaires de la plantule.

3. Dimensions[2], forme, pétiole cotylédonaire.

Les valeurs extrêmes de longueur (Lc 2), largeur (lc) et épaisseur des cotylédons ont été regroupées dans le tableau de la page

2. Pour plus de précisions concernant ces différentes dimensions, voir les fig. 12a, 12b *in* « Acacias Africains », 1969.

NOM DES ESPECES	Longueur de l'hypocotyle (en mm)	Longueur du limbe cotylédonaire Lc2 (en mm)	Largeur du limbe cotylédonaire lc (en mm)	Epaisseur du cotylédon (en mm)	Lc2/lc	Lc1/lp	Longueur de l'épicotyle (en mm)
ACACIAS ASIATIQUES							
1. A. horrida	12,0-30,0	8,6-14,1	(6,2)7,5-10,4	0,7-1,2	1,1-1,4	7,3-11,8	# 0-1,0
2. A. leucophloea	11,0-23,0	7,8-9,9	5,8-7,7	0,5-1,2	1,2-1,5	6,9-9,5	0,4-1,0
3. A. nilotica subsp. indica	12,0-37,0	8,5-12,3	7,8-10,0	0,8-1,5	1,1-1,3(1,4)	4,0-9,8	# 0-0,5
4. A. catechu	6,0-32,0	7,2-10,0	6,6-8,9	0,4-1,0	1,0-1,2	3,6-4,2(5,2)	1,0-10,5
5. A. donnaiensis	15,0-34,0	10,0-11,2	3,2-5,2	0,6-1,5	2,1-3,5		9,0-13,0
6. A. lenticularis	4,5-5,5	15,0-20,0	18,5-21,0	0,8-2,0	0,8-1,0	5,0-9,0	7,0-20,0
7. A. modesta	6,0-44,0	(6,8)8,0-10,5	7,3-10,5	0,8-1,8	0,9-1,2	(4,5)6,0-7,5(8,5)	# 0-3,5
8. A. polyacantha subsp. polyacantha	8,0-20,0	11,0-12,2	9,3-12,0	1,0-1,6	0,9-1,3	5,0	4,0-10,0
ACACIAS AMERICAINS							
9. A. amentacea	11,0-27,0	(7,7)9,2-10,5	(3,2)4,6-5,9	(0,6)0,9-1,2	1,7-2,1(2,4)	5,0-7,5(8,3)	0,3-1,0
10. A. caven	5,0-18,0	9,0-15,7	5,7-10,3	0,5-2,2	1,2-1,9	4,8-9,0	0,5-5,0
11. A. constricta	17,0-33,0	7,0-9,0	4,8-7,4	0,3-1,0	1,2-1,4(1,9)	4,0-5,7	# 0-0,6
12. A. pennatula	16,0-33,0	7,0-9,5	5,2-6,7	1,0-1,5	1,3-1,5	12,5-13,2	0,5-1,0
13. A. sphaerocephala	24,0-52,0	10,6-12,5	4,2-6,8	0,9-1,5	1,6-2,5(2,8)	7,0-13,0	0,3-1,0
14. A. vernicosa	15,0-22,0	6,0-7,6(8,1)	2,5-4,3	0,4-0,9	1,7-2,4(2,8)	5,3-8,9(10,5)	# 0-0,3
15. A. berlandieri	5,0-9,0	13,6-17,0	10,5-14,2	2,5-4,5	1,0-1,5	2,9-4,1	# 0(6,0)
16. A. bonariensis	11,0-24,0	7,5-12,0	4,6-6,2	0,8-1,5	1,6-2,3		8,0-15,0
17. A. coulteri	8,0-17,0	9,4-11,0	6,6-7,8	0,9-1,6	1,3-1,5	6,0-12,0	5,0-12,0
18. A. greggii	# 0-0,2	13,5-17,5	10,5-13,8	0,7-3,0	1,2-1,4	3,4-5,3	8,0-12,0

NOTA.

- Chez A. polyacantha subsp. polyacantha, lp n'a pu être mesurée que sur un seul cotylédon ayant complètement terminé son développement.
- Les valeurs du rapport Lc1/lp ne sont pas indiquées pour les A. donnaiensis et berlandieri car le pétiole cotylédonaire est nul à subnul.

(7). Les dimensions moyennes extrêmes du limbe des cotylédons dans chacun des groupes sont les suivantes :

	Lc2m	lcm
Gummiferae	6,7—11,4 mm	3,3— 9,3 mm
Vulgares	8,1—17,6 mm	4,1—19,5 mm

Les Acacias *Vulgares* ont donc, en moyenne, des cotylédons de plus grande taille que les Acacias *Gummiferae*. Ceci est indépendant de l'origine géographique des espèces.

Les cotylédons ont toujours, à la base, deux auricules nettement dissociées. Sur la face interne celles-ci sont peu à peu amincies en biseau. Dans le prolongement du pétiole cotylédonaire ou à proximité de son point d'insertion le cotylédon est légèrement creusé, sur sa face interne, au niveau d'une aire ogivale à semi-elliptique (*fig.* 1 à 6). Les cotylédons s'inscrivent globalement dans une ellipse de largeur variable, parfois légèrement oblongue (*fig.* 1, 2, 4, 5, 6). Toutefois les cotylédons d'*A. vernicosa* sont sagittés (*fig.* 3).

Le pétiole cotylédonaire est le plus souvent présent, mais de longueur variable (*fig.* 1, 2, 3, 4, 6). Il est subnul chez *A. bonariensis* et nul chez *A. donnaiensis*.

Pour rendre compte des variations globales de forme des cotylédons et de l'importance relative du pétiole cotylédonaire dans les espèces étudiées nous avons calculé les valeurs des rapports longueur moyenne du limbe/largeur moyenne du limbe (Lc2m/lcm) et longueur moyenne totale du cotylédon/longueur moyenne du pétiole cotylédonaire (Lc1m/lpm). Les valeurs extrêmes de ces deux rapports sont indiqués dans le tableau de la page (7). Les valeurs de ces deux rapports sont combinées dans un même diagramme où les différentes espèces sont affectées du numéro d'ordre indiqué dans la liste préalable du matériel étudié.

Analyse du diagramme.

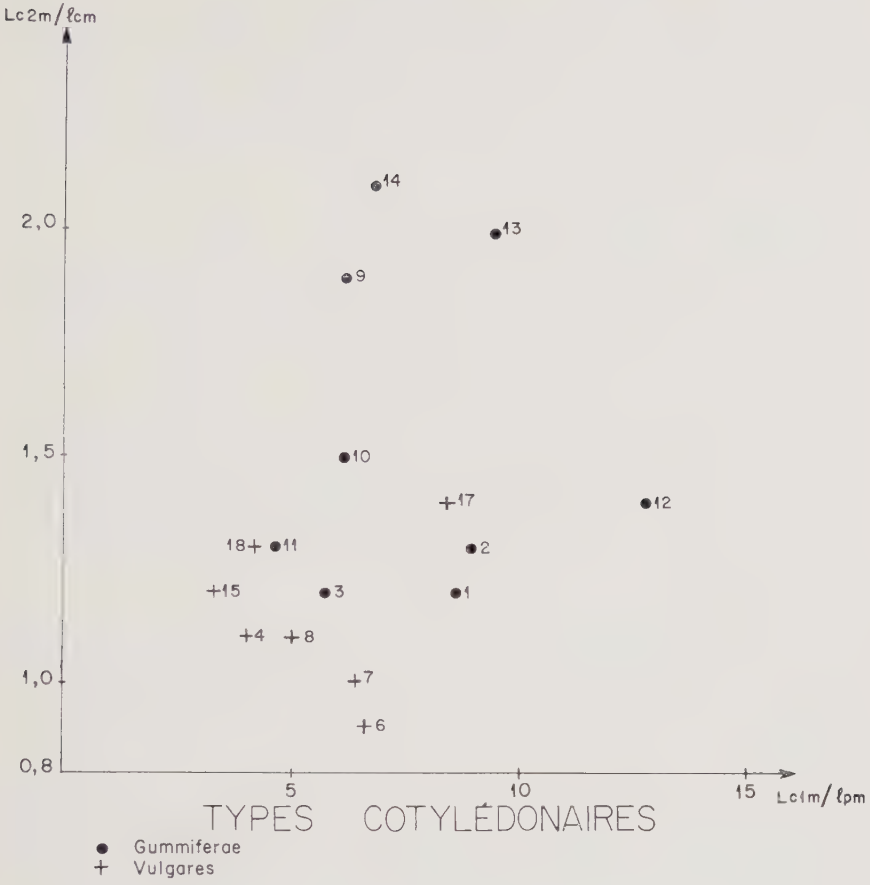
Les espèces *bonariensis* et *donnaiensis* n'apparaissent pas ici puisque leurs cotylédons sont sessiles.

Ce diagramme est comparable à celui que nous avons déjà réalisé pour les Acacias africains [1969] et donne lieu à une interprétation analogue.

Chez les Acacias *Vulgares* nous distinguerons :

— *A. coulteri* (17), à cotylédons elliptiques[3] (Lc2m/lcm = 1,4) et pétiole cotylédonaire moyennement développé (Lc1m/lpm = 8,4) ;

3. Terminologie empruntée à *Taxon*, 1962, vol. XI, n° 8, pp. 246-47.



— un ensemble d'espèces que l'on peut placer dans une continuité allant des *A. berlandieri* (15), *greggii* (18), aux *A. modesta* (7), *lenticularis* (6) par l'intermédiaire des *A. catechu* (4), *polyacantha* subsp. *polyacantha* (8), et marquée par le passage des cotylédons elliptiques larges à long pétiole (Lc2m/lcm = 1,2-1,3; Lc1m/lpm = 3,3-4,2) aux cotylédons subcirculaires à elliptiques transversaux à pétiole cotylédonaire de longueur moyenne (Lc2m/lcm = 0,9-1,0; Lc1m/lpm = 6,4-6,6).

Chez les Acacias *Gummiferae* les types cotylédonaires sont divers, essentiellement en raison des variations de proportions générales du limbe.

— Les cotylédons des *A. vernicosa* (14), *sphaerocephala* (13) et *amentacea* (9) ont un limbe nettement oblong et un pétiole moyennement long.

— Les cotylédons des *A. constricta* (11), *A. nilotica* subsp. *indica* (3), *horrida* (1) et *leucophloea* (2) ont une tendance elliptique large; les cotylédons d'*A. caven* (10) sont elliptiques. Ces 4 espèces ont un pétiole cotylédonaire long à moyennement long.
— Les cotylédons d'*A. pennatula* (12) ont un limbe globalement elliptique et un pétiole court.

4. **Structures cotylédonaires aberrantes.**

Nous avons observé chez *A. caven* une plantule à 3 cotylédons dont l'un, de largeur normale, s'oppose à un couple de cotylédons plus étroits.

5. **Nervation** (*fig.* 6 b, 7, 8).

Cette étude a été facilitée par l'éclaircissement des tissus et la coloration des nervures (méthode de Fuchs, 1963).

Nous séparerons nettement *A. donnaiensis* des autres espèces.

A. donnaiensis.

Le limbe cotylédonaire a une nervation parallèle à subparallèle (*fig.* 6 b). Cet aspect est dû à l'absence de pétiole. Pour le commentaire concernant ce type de nervation nous renvoyons à la page (22) *in* « Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique », I, 1970.

Autres espèces.

La nervation du limbe cotylédonaire est de type flabellé même chez *A. bonariensis* à pétiole cotylédonaire subnul (*fig.* 7). A la base du pétiole sont généralement dissociés deux cordons vasculaires. La nervure primaire médiane du limbe provient de la fusion de deux fractions internes de ces deux cordons. Les nervures primaires latérales proviennent de la subdivision des deux fractions externes de ces mêmes cordons. Les variations de nervation pétiolaire sont comparables à celles que nous avons décrites lors de l'étude des Acacias africains [1969]. Ainsi la dissociation des cordons vasculaires en 2 nervures latérales et 2 fractions vasculaires médianes peut être réalisée dès la base du pétiole (*fig.* 8). D'autre part la fusion des deux faisceaux constituant la nervure médiane du limbe est parfois effective dès la base du pétiole. C'est le cas chez *A. polyacantha* subsp. *polyacantha* (de même que dans la sous-espèce africaine *campylacantha*; cf. *fig.* 26 *in* Acacias africains, 1969).

6. **Durée des cotylédons et épanouissement.**

Nous indiquons ici la durée maximum des cotylédons. Chez *A. donnaiensis* les cotylédons persistent jusqu'au stade 2e feuille. Chez les *A. bonariensis* et *sphaerocephala* ils ne durent pas au-delà du stade 4e feuille. Ils peuvent être présents aux stades 6e à 8e feuilles chez les *A. berlandieri, catechu, coulteri, modesta, polyacantha* subsp. *polyacantha, amentacea, constricta, horrida, leucophloea, nilotica* subsp. *indica, pennatula* et *vernicosa.* Les *A. lenticularis* et *caven* sont parfois pourvus de cotylédons au-delà du stade 10e feuille. Enfin les cotylédons très charnus d'*A. greggii* peuvent être encore rattachés à la plante au-delà du stade 15e feuille.

Les cotylédons, dans le cas de la germination phanérocotylaire, s'épanouissent d'autant mieux que leurs pétioles sont bien développés. Chez les *A. bonariensis* et *donnaiensis,* les cotylédons demeurent subverticaux car ils sont subsessiles à sessiles.

Le flétrissement du cotylédon se traduit souvent par un reploiement de l'apex vers la face inférieure.

D. ÉPICOTYLE

Les valeurs extrêmes de longueur de l'épicotyle sont reportées dans le tableau de la page (7).

Les épicotyles les plus courts ont été observés chez quelques Acacias *Gummiferae (A. constricta, horrida, nilotica* subsp. *indica, vernicosa)* et *Vulgares (A. berlandieri, modesta).* Mais dans l'ensemble, les épicotyles des Acacias *Gummiferae* sont plus courts (le plus souvent 1 mm au maximum) que ceux des *Vulgares* dont la longueur dépasse fréquemment 10 mm. Malgré cela, l'utilisation de ce critère demande de la prudence en raison de l'influence possible des conditions de milieu.

L'épicotyle d'*A. lenticularis* présente la particularité d'être aplati dans le plan d'insertion des cotylédons.

E. STIPULES ET SPINESCENCE CHEZ LES ACACIAS *GUMMIFERAE*

L'apparition de la spinescence stipulaire au cours de l'ontogénie a été décrite chez les Acacias africains. Chez les Acacias américains et asiatiques elle se fait de la même manière par disparition du limbe dissymétrique, développement de la nervure médiane unique, et infléchissement de l'épine qui se dispose horizontalement à subhorizontalement. Nous considérons que la spinescence est effectivement réalisée lorsque la stipule a acquis cet aspect.

La spinescence s'installe en moyenne entre les stades 3e et 10e feuilles chez les *A. amentacea, caven, constricta, horrida, leucophloea, nilotica* subsp. *indica, pennatula* et *vernicosa.* Notons

que dans quelques cas la spinescence peut être plus tardive chez *A. vernicosa*. Parfois les stipules de l'adulte ne sont pas spinescentes chez *A. constricta*. Dans ce groupe, les *A. amentacea* et *horrida* ont la spinescence la plus précoce.

La spinescence est possible dès le stade des 2 premières feuilles opposées chez *A. sphaerocephala*. Dans cette espèce les stipules ne sont jamais munies d'un limbe.

Nous signalons à part le cas d'*A. coulteri* qui est rangé par Bentham parmi les *Vulgares* et considéré comme espèce inerme. Standley [1922] la place parmi les espèces à stipules non épineuses mais indique « *shrub or tree ... unarmed or nearly so* ». Britton et Rose [1928] situent l'espèce dans le genre *Senegalia* en compagnie d'Acacias à aiguillons; il s'agit pour eux d'une espèce inerme à petites stipules caduques. Or, toutes les plantules d'*A. coulteri* ont une spinescence stipulaire manifeste. Celle-ci est d'ailleurs très précoce, puisque, dès le stade 1re feuille, les stipules sont subhorizontales, dépourvues de limbe et faiblement rigides. L'observation de nombreux échantillons d'herbier de diverses origines (déterminations Berlandier, Rzedowski ...) nous a permis de remarquer que les stipules persistent fréquemment sur l'adulte sous forme d'épines très courtes, rougeâtres; l'adulte, d'aspect inerme, est donc souvent faiblement épineux. La position systématique d'*A. coulteri* est donc à revoir. Il s'agit d'une espèce du groupe des *Gummiferae* dans laquelle la spinescence stipulaire n'est bien manifeste que sur la plantule. A partir du prochain paragraphe, *A. coulteri* sera donc cité parmi les *Gummiferae*.

La taille des stipules épineuses augmente généralement à partir de la plantule jusqu'à stabilisation chez l'adulte. Lorsque l'adulte est peu spinescent *(A. constricta, coulteri ...)*, la taille des stipules est plus faible que sur la plantule.

F. STIPULES DES ACACIAS *VULGARES*

Les observations ont été faites après éclaircissement des tissus par la méthode de J.-M. Gastaud (mélange à parts égales d'acide lactique et d'acide chlorhydrique). Notons cependant que souvent les nervures des stipules sont observables après séjour prolongé de la plantule dans l'alcool car les tissus sont débarrassés de leur chlorophylle.

Voici le nombre de nervures primaire et accessoires[4] observées au niveau des 1re, 2e, 4e, 6e, 8e, 12e feuilles (F1, F2, F4, etc...) et au niveau des feuilles de la plante âgée (au-delà de la 20e feuille).

---

4. Pour la définition des types de nervures, voir p. (40) *in* « Acacias à phyllodes », 1970.

	F1	F2	F4	F6	F8	F12	F pl. âgée
A. berlandieri	1—3	1—3	2—5	2—5	1—3	1—3	1—5
A. bonariensis	2—3	2—3	2—8	5—6	4—6	4—5	2—4
A. catechu[5]	1—3	1—3	1—3	1	1	?	1—3
A. donnaiensis	1—3	1—3	(1) 3	3—4	3—5	5—6	?
A. greggii	3 (5)	1—5	1—5	1 (2)	1	1	1 (3)
A. lenticularis[6]	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	1—2	?
A. modesta	1	1	1	1	1	1	?
A. polyacantha subsp. *polyacantha*	1	1	1	1	1	1	1

La plante âgée d'*A. modesta* a vraisemblablement des stipules uninervées.

Les stipules sont le plus souvent lancéolées. Elles sont larges et parfois dissymétriques lorsqu'elles renferment plusieurs nervures parallèles espacées ou disposées en éventail (*fig.* 10 a, d, e, 11 b, 12 a-d) ; elles sont étroites lorsqu'elles renferment plusieurs nervures parallèles rapprochées ou une seule nervure (*fig.* 10 c, 11 c, 13 a-c). Chez *A. berlandieri* la forme des stipules peut varier assez considérablement, aux mêmes niveaux, sur des individus différents (voir les *fig.* 10 d, 10 e par exemple). Nous avons observé une même amplitude de variations sur l'adulte de cette espèce selon l'échantillon observé. A côté des 3 types de stipules représentés par les figures 10 f, 10 g, 10 h, on peut rencontrer aussi des stipules nettement plus grandes que le type représenté par la figure 10 e (à proximité des organes sexuels semble-t-il).

La longueur des stipules dépend du type de stipule considéré et du niveau où elle se situe (voir le cas précédent d'*A. berlandieri*). Chez *A. greggii* il y a nette diminution de la taille des stipules sur les feuilles successives (*fig.* 12 a-g). Par contre la longueur des stipules augmente régulièrement chez *A. polyacantha* subsp. *polyacantha* (*fig.* 13 a-c). Il est difficile d'être précis, pour les autres espèces, quant au sens de variation de la taille des stipules, en raison, soit de la caducité précoce des stipules, soit du nombre insuffisant de spécimens examinés. Cependant il semble que la longueur des stipules des feuilles successives soit substable à légèrement décroissante chez les *A. berlandieri, catechu, lenticularis* et *modesta* et légèrement croissante chez les *A. bonariensis* et *donnaiensis*.

---

5. Le faible nombre de plantules observées ne permet pas de dire, dans le cas des 6e et 8e feuilles, si les stipules sont parfois plurinervées.

6. Nous n'avons observé qu'un très faible nombre de spécimens pour l'espèce *lenticularis*. Nous indiquons 2 nervures pour les stipules des premières feuilles en considérant comme nervure accessoire une nervure courte issue de la base de la stipule dont la base s'accole à celle de la nervure primaire (cf. *fig.* 41c *in* « Acacias africains », 1969).

G. SPINESCENCE CHEZ LES ACACIAS *VULGARES*

Les Acacias *Vulgares* sont pourvus d'aiguillons, excroissances d'origine épidermique. Les 3 types d'aiguillons possibles dans cette série ont été décrits et figurés à l'occasion de l'étude sur les Acacias africains (pp. 24-25). Les Acacias *Vulgares* se répartissent en deux groupes.

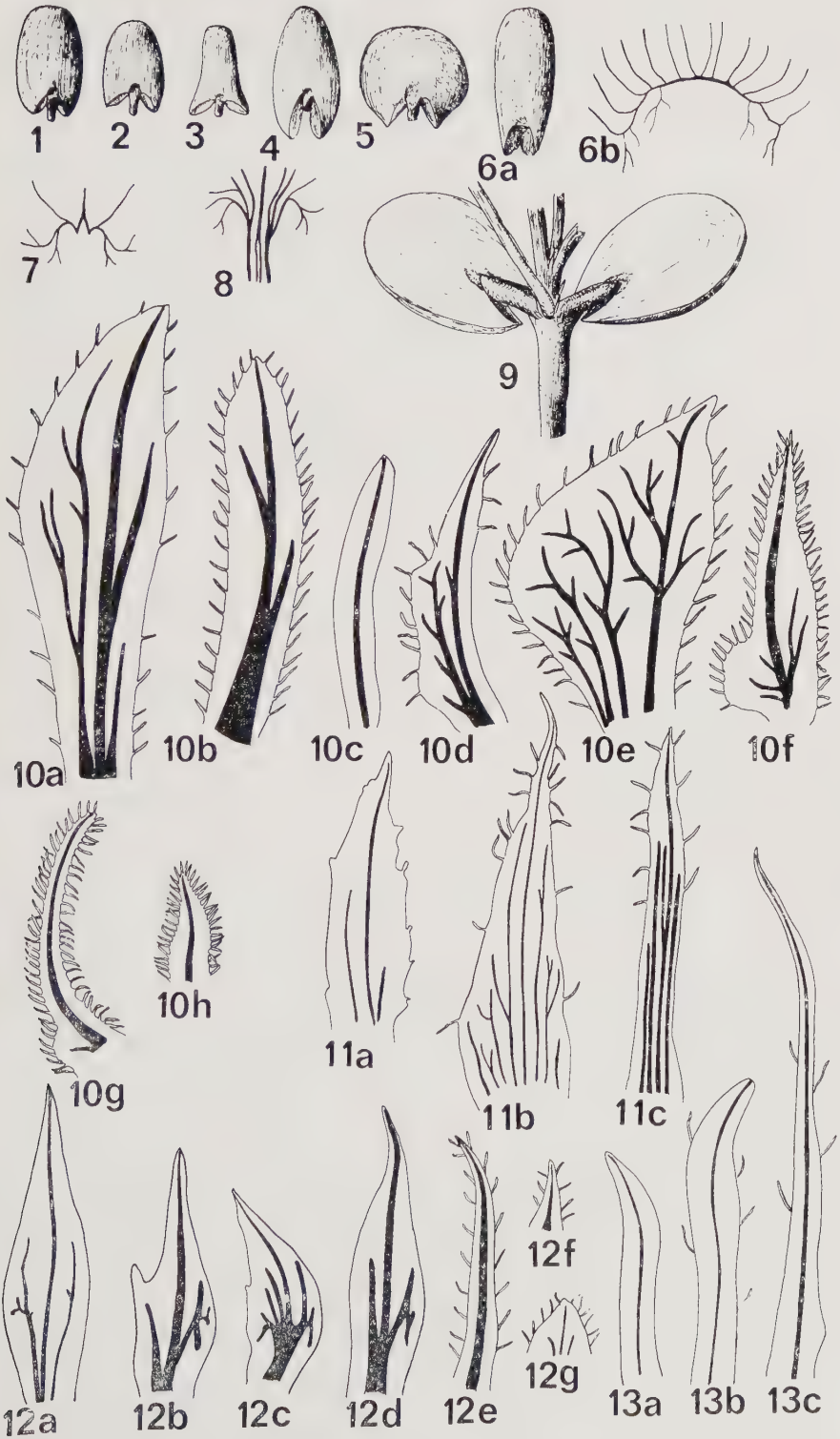
1. Les *A. berlandieri, bonariensis, donnaiensis* et *greggii* ont des aiguillons épars sur les entre-nœuds, pétioles et rachis. Ils apparaissent généralement entre les 4^{e} et 10^{e} entre-nœuds et entre les 5^{e} et 12^{e} feuilles.

2. Les jeunes *A. catechu, lenticularis, modesta* et *polyacantha* subsp. *polyacantha* ont deux aiguillons infrapétiolaires, généralement apparents entre les 4^{e} et 8^{e} feuilles. Ceux-ci peuvent n'être encore que des ébauches peu saillantes, mammelonnées et parfois impaires. Un aiguillon infrapétiolaire peut être observé entre les deux aiguillons infrastipulaires chez les *A. catechu* et *polyacantha* subsp. *polyacantha*. Ces deux espèces sont d'autre part pourvues de quelques rares aiguillons épars, apparaissant avant le stade 10^{e} feuille et essentiellement répartis sur les pétioles. Les jeunes *A. modesta* et *lenticularis* observés sont dépourvus d'aiguillons épars et infrapétiolaires. Mais nous n'avons pas disposé de spécimens au-delà du stade 12^{e} feuille. On ne peut donc affirmer que ces deux types d'aiguillons sont réellement absents sur le jeune arbre.

Ces aiguillons sont de couleur verdâtre, marron à rougeâtre. Les aiguillons de la tige sont fréquemment courbés vers le bas.

Cotylédons et stipules

Fig. 1 : *A. amentacea,* cotylédon, face supérieure (× 1,5). — Fig. 2. : *A. constricta,* cotylédon, face supérieure (× 1,5). — Fig. 3 : *A. vernicosa,* cotylédon, face supérieure (× 1,5). — Fig. 4 : *A. sphaerocephala,* cotylédon, face supérieure (× 1,5). — Fig. 5. : *A. modesta,* cotylédon, face supérieure (× 1,5). — Fig. 6 : *A. donnaiensis,* a : cotylédon, face supérieure (× 1,5) ; b : nervation de la base du cotylédon (× 10). — Fig. 7 : *A. bonariensis,* nervation de la base du cotylédon (×10). — Fig. 8 : *A. caven,* nervation du pétiole et de la base du limbe cotylédonaires (× 10). — Fig. 9 : *A. berlandieri,* plantule au stade des feuilles primordiales (× 1,5). — Fig. 10 : *A. berlandieri,* nervation stipulaire (× 20), a, b, c : niveaux 1re feuille; d, e : niveaux 4^{e} feuille; f, g, h : niveaux feuilles de la plante âgée. — Fig. 11 : *A. bonariensis,* nervation stipulaire (× 20), a : niveau 1re feuille; b : niveau 4^{e} feuille; c : niveau feuille de la plante âgée. — Fig. 12 : *A. greggii,* nervation stipulaire (× 20), a, b : niveaux 1re feuille; c, d : niveaux 4^{e} feuille; e : niveau 8^{e} feuille; f, g : niveaux feuille de la plante âgée. — Fig. 13 : *A. polyacantha* subsp. *polyacantha,* nervation stipulaire (× 20), a : niveau 1re feuille; b : niveau 4^{e} feuille; c : niveau feuille de la plante âgée.


1
2
3
4
5
6a
6b
7
8
9
10a
10b
10c
10d
10e
10f
10g
10h
11a
11b
11c
12a
12b
12c
12d
12e
12f
12g
13a
13b
13c

H. PHYLLOTAXIE DES PREMIERES FEUILLES

1. Les deux premières feuilles sont dans la plupart des cas insérées dans un même plan, perpendiculaire au plan cotylédonaire. Leurs situations respectives sont les suivantes :

— opposée chez *A. sphaerocephala,*
— opposée, subopposée chez *A. lenticularis, nilotica* subsp. *indica, vernicosa,*
— opposée, subopposée, rarement alterne chez *A. modesta,*
— opposée, subopposée, alterne chez *A. berlandieri, caven*[7],
— subopposée, alterne chez *A. bonariensis, constricta, donnaiensis,*
— alterne chez *A. amentacea, catechu, coulteri, greggii, horrida, leucophloea, pennatula, polyacantha* subsp. *polyacantha.*

2. Les feuilles s'insèrent sur deux hélices foliaires sinistrorses ou dextrorses plus ou moins lâches, chaque cotylédon étant le point de départ d'une hélice différente. Nous renvoyons à ce sujet à la p. (27) et aux fig. 50-51 ab de la note sur les Acacias africains [1969].

I. MORPHOLOGIE FOLIAIRE

Dans ce paragraphe, nous exposerons les résultats concernant les points suivants :
1) Nombres de paires de pennes et de folioles de la jeune plantule.
2) Modes de succession foliaire et relations entre ces modes.
3) Glandes foliaires.
4) Forme générale et nervation des folioles.
5) Morphologie du pétiole.
6) Particularités.

1. Nombres de paires de pennes et de folioles.

a. *Généralités.*

L'étude portera sur les 5 premières feuilles de la plantule. Les abréviations suivantes sont ici employées :
F1, F2, F3 ... = 1re feuille, 2e feuille, 3e feuille ...,
P. = (feuille) pennée,
BIP. = (feuille) bipennée,
p.f. = paire de folioles,
p.P. = paire de pennes.

Les nombres indiqués entre parenthèses correspondent à des observations peu fréquentes. Dans le cas des feuilles bipennées à

7. Cf. Vassal, 1967.

plusieurs paires de pennes, le nombre de paires de folioles indiqué en premier lieu correspond à la paire proximale de pennes.

b. *Exposé des résultats.*

Série des *Gummiferae*

A. amentacea (*cliché* 3, *Pl.* (I)).

F1 : P., 4-6 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 3-4 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 3-4 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 3-4 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 3-4 p.f.

A. caven. (cf. *fig.* 1, 2, 3 *in* Variations individuelles au cours des premiers stades foliaires chez *A. caven,* 1967.)

F1 : P., 7-12 (14) p.f. — F2 : P., 7-12 (14) p.f. — F3 : (P., 6-11 p.f.); BIP., 1 p.P., 6-12 p.f. — F4 : (P., 6-10 p.f.); BIP., 1 p.P., 7-12 p.f.; (BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 9 p.f.) — F5 : (P., 7-10 p.f.); BIP., 1 p.P., 8-13 p.f.; (BIP., 2 p.P., 13 p.f. + 13 p.f.).

A. constricta.

F1 : P., 6-8 p.f. — F2 : P., 2-8 p.f.; BIP., 1 p.P., 5-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 3-7 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4-7 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 5-7 p.f.; BIP., 2 p.P., 6-7p.f. + 6-7 p.f.

A. coulteri.

F1 : P., (6) 7-9 p.f. — F2 : P., 7-9 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 5-6 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., (4) 5-6 p.f.

A. horrida.

F1 : P., 6-8 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-7 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 6-7 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 6-7 p.f.

A. leucophloea.

F1 : P., 5-7 p.f. — F2 : (P., 3 p.f.); BIP., 1 p.P., 5-6 (8) p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., (6) 7-9 p.f. — F5 : (P., 10 p.f.); BIP., 1 p.P., 7-9 p.f.

A. nilotica subsp. *indica.*

F1 : P., 8-10 p.f. — F2 : P., 8-10 p.f. — F3 : P., 7-11 p.f.; BIP., 1 p.P., 7-9 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 6-10 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 9-10 p.f.; BIP., 2 p.P., 7-10 p.f. + 8-10 p.f.

A. pennatula.

F1 : P., 9-10 p.f. — F2 : BIP., 2 p.P., 12-15 p.f. + 13-15 p.f. — F3 : BIP., 3 p.P., 9-10 p.f. + 11-12 p.f. + 11-12 p.f. — F4 : BIP., 3 p.P., 7-8 p.f. + 7-9 p.f. + 5-10 p.f.; (BIP., 4 p.P., 9 p.f. + 10 p.f. + 10 p.f. + 10 p.f.) — F5 : (BIP., 3 p.P., 10 p.f. + 12 p.f. + 12 p.f.); BIP., 4 p.P., 8-11 p.f. + 7-13 p.f. + 6-14 p.f. + 7-13 p.f.

A. sphaerocephala.

F1 : P., 10-18 p.f. — F2 : P., 10-18 p.f. — F3 : (P., 12 p.f.); BIP., 1 p.P., 10-14 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6-7 p.f. + 8-9 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 11-15 p.f.; BIP., 2 p.P., 7-9 p.f. + 10-12 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 12 p.f.); BIP., 2 p.P., 6-11 p.f. + 10-16 p.f.

A. vernicosa (*cliché* 4, *Pl.* (I)).

F1 : P., 5-6 p.f. — F2 : P., 5-6 p.f. — F3 : P., 2-5 p.f.; BIP., 1 p.P., 4 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 4-5 p.f.

Série des *Vulgares*

A. berlandieri (*cliché* 1, *Pl.* (I)) .

F1 : (BIP., 1 p.P., 11 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 8-12 p.f. + 11-17 p.f.; BIP. 3 p.P,. 7-10 p.f. + 12-13 p.f. + 13-15 p.f. — F2 : (BIP., 1 p.P., 10 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 10-13 p.f. + 11-15 p.f.; BIP., 3 p.P., 8-11 p.f. + 11-15 p.f. + 13-16 p.f. — F3 : BIP., 2 p.P., 7-12 p.f. + 8-13 p.f.; BIP., 3 p.P., 8-12 p.f. + 11-16 p.f. + 13-17 p.f. — F4 : (BIP., 1 p.P., 14 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 7-11 p.f. + 8-14 p.f.; BIP., 3 p.P., 7-11 p.f. + 11-16 p.f. + 11-17 p.f.; (BIP., 4 p.P., 7 p.f. + 10 p.f. + 10 p.f. + 10 p.f.) — F5 : (BIP., 1 p.P., 16 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 7-16 p.f. + 8-19 p.f.; BIP., 3 p.P., 8-14 p.f. + 10-20 p.f. + 11-26 p.f.

A. bonariensis (cf. *fig.* 5 *in* Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia,* 1965).

F1 : BIP., 1 p.P., 8-12 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 8-12 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 10-14 p.f.; (BIP., 2 p.P., 11 p.f. + 12 p.f.) — F4 : BIP., 1 p.P., 11-14 p.f.; BIP., 2 p.P., 9-15 p.f. + 14-19 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 15 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 11-18 p.f. + 14-20 p.f.; (BIP., 3 p.P., 19 p.f. + 21 p.f. + 24 p.f.).

A. catechu (*cliché* 2, *Pl.* (I)).

F1 : BIP., 1 p.P., 6-7 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 6-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f.; BIP., 2 p.P., 7-8 p.f. + 8 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 5-9 p.f.; BIP., 2 p.P., 8 p.f. + 8-9 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 8 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 8-9 p.f. + 9-10 p.f.

A. donnaiensis.

F1 : BIP., 2 p.P., 6-9 p.f. + 7-11 p.f. — F2 : BIP., 2 p.P., 6-9 p.f. + 6-11 p.f. — F3 : BIP., 2 p.P., 7-9 p.f. + 7-12 p.f. — F4 : BIP., 2 p.P., 7-11 p.f. + 9-15 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 9-11 p.f. + 11-17 p.f.; (BIP., 3 p.P., 12 p.f. + 17 p.f. + 18 p.f.).

A. greggii.

F1 : atrophiée — F2 : atrophiée — F3 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f.; ou atrophiée — F4 : BIP., 1 p.P., 5-6 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 5-7 p.f.

A. lenticularis.

F1 : P., 6-7 p.f. — F2 : P., 6-7 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 7-8 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4-9 p.f.; BIP., 2 p.P., 3-4 p.f. + 4-5 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 5 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 4-5 p.f. + 4-6 p.f.

A. modesta.

F1 : P., 3-6 p.f. — F2 : P., 3-6 p.f.; (BIP., 1 p.P., 3 p.f.) — F3 : BIP., 1 p.P., 3-5 p.f.; BIP., 2 p.P., 2-3 p.f. + 3-5 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4 p.f.; BIP., 2 p.P., 3-4 p.f. + 4-5 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 4-5 p.f.; BIP., 2 p.P., 4-5 p.f. + 5-6 p.f.

A. polyacantha subsp. *polyacantha.*

F1 : P., 6-7 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 7-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-10 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 8 p.f.; BIP., 2 p.P., 8 p.f. + 9-10 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 9 p.f.) ; BIP., 2 p.P., 8-9 p.f. + 9-11 p.f.

2. Modes de succession foliaire et modes mixtes.

La définition des modes de succession foliaire a été donnée p. (32) dans la note relative aux Acacias africains.

Le classement des Acacias asiatiques et américains d'après ces modes de succession foliaire s'établit comme suit :

modes 1 A, 1 B : *A. caven, nilotica* subsp. *indica, vernicosa* (*cliché* 4, *Pl.* (I)) ;
modes (1 A), 1 B : *A. sphaerocephala;*
mode 1 B : *A. coulteri, lenticularis;*
modes 1 B (2) : *A. modesta;*
modes 1 B, 2 : *A. constricta;*
modes (1 B), 2 : *A. leucophloea;*
mode 2 : *A. amentacea* (*cliché* 3, *Pl.* (I)), *horrida, pennatula, polyacantha* subsp. *polyacantha*;
mode 3 : *A. berlandieri* (*cliché* 1, *Pl.* (I)), *bonariensis, catechu,* (*cliché* 2, *Pl.* (I), *donnaiensis.*

Cas d'*A. greggii* (*fig.* 14 a-d).

Il n'a pas été attribué, plus haut, un mode de succession foliaire à cette espèce. En effet les 2 ou 3 premières feuilles de la plantule sont atrophiées ou incomplètes. Au niveau de stipules normalement développées prennent naissance soit des languettes légèrement creusées en gouttière (*fig.* 14 c), soit des feuilles réduites au pétiole et à une languette terminale (*fig.* 14 b, d). A partir de la 4e feuille, la morphologie est normale, bipennée à 1 paire de pennes.

Comment interpréter la structure de ces feuilles réduites? Sur certaines feuilles atrophiées à pétiole reconnaissable et distinct de la languette terminale, on peut observer des cicatrices d'insertion d'une paire de pennes ou d'une paire de folioles. La feuille primordiale atrophiée pourrait dériver d'une feuille bipennée à une paire de pennes. La correspondance avec une feuille à une paire de folioles est plus difficile à imaginer car ce type de feuille est exceptionnel chez les Acacias. De toute manière, dans la succession des types foliaires, une feuille à une paire de folioles est très proche d'une feuille bipennée à une paire de pennes (voir Vassal, 1967 : la diminution du nombre de paire de folioles sur les feuilles pennées caractérise une étape de transition entre celles-ci et les feuilles bipennées).

Cas d'*A. caven.*

Dans un lot de cette espèce (AC 531), comprenant une trentaine de plantules, quatre individus se sont développés en ne formant que des feuilles pennées alors que les autres, après quelques

feuilles primordiales pennées, ont ensuite porté des feuilles bipennées (*cliché* 6, *Pl.* (II)). Deux individus à feuillage penné ainsi que quelques individus à feuillage bipenné sont conservés en culture depuis trois années. Les types foliaires n'ont subi aucune modification. Notons que les feuilles pennées sont en mélange avec des feuilles mixtes à folioles proximales subdivisées en folioles de 2e ordre (*cliché* 5, *Pl.* (II)). Ces dernières sont moins nombreuses et plus petites que les folioles homologues des pennes proximales des feuilles bipennées. Les individus pennés sont demeurés grêles et peu ramifiés. Ce « blocage » au stade penné, non signalé dans la note sur *A. caven* [1967], constitue un fait important du point de vue phylogénétique.

Cas des trois espèces déjà observées par R. S. Troup.

a. *A. catechu.*

Nos observations, portant sur trois origines différentes de cette espèce, sont en désaccord avec celles de R. S. Troup[8]. Après études basées sur des expériences de culture réalisées au Forest Research Institute de Dehra Dun, cet auteur attribue à *A. catechu* un type de plantule à mode de succession foliaire 2 (F1 : P., 3-4 p.f. — F2 : BIP., 3 p.f., etc...). Les plantules des trois lots étudiés (dont l'un est issu de graines provenant de Dehra Dun) ont un mode de succession foliaire 3. La description de Troup s'applique donc probablement à une espèce voisine d'*A. catechu*, du même groupe *Vulgares*. Une erreur du même ordre est faite par Cambage [1921] qui cite *A. catechu* parmi les espèces à 2 premières feuilles opposées pennées (mode 1B), en se référant à un spécimen provenant des cultures de E. C. Andrews aux îles Hawaii.

b. *A. arabica* (= *nilotica*), *A. leucophloea.*

Nos observations concordent globalement avec celles de Troup quant aux modes de succession foliaire et aux nombres successifs de paires de folioles et de pennes.

Les diverses espèces à mode de succession foliaire 3 peuvent être distinguées les unes des autres d'après le nombre de paires de pennes de la première feuille.

---

8. Le matériel étudié (graines, gousses, calices, restes de corolles, fragments de l'appareil végétatif) a été comparé avec des spécimens d'herbiers déterminés selon la conception de Bentham [1875] et Prain (Jour. Asiat. Soc. of Bengal, vol. 66, 1897) et aimablement prêtés par le Royal Botanic Garden de Kew grâce à l'obligeance du Dr J.P.M. Brenan. Par la pubescence, l'importance relative corolle-calice, ce matériel correspond bien à l'espèce *catechu* (L.f.) Willd. Le matériel de comparaison examiné est le suivant : Herbier H. H. Haines, 3258, Flora Cent. Prov. Inde; Herbier J. S. Gamble, 8887, Flora of Bengal, Chota Nagpore, Inde.

— *A. berlandieri, donnaiensis* : 1re feuille à deux paires de pennes;
— *A. bonariensis, catechu* : 1re feuille à une paire de pennes.

Dans les espèces ou les deux modes de succession foliaire 1A, 1 B ou 1 B, 2 se manifestent à la fois, la dernière feuille pennée apparue (2e ou 3e feuille selon le mode), porte fréquemment un nombre plus faible de paires de folioles que la ou les feuilles pennées précédentes. Ce fait a été constaté chez les *A constricta, leucophloea* et *vernicosa.*

Sur plusieurs plantules ont été observées des feuilles à structure mixte. Ces variations individuelles ont un grand intérêt pour l'étude de la filiation des types foliaires (voir à ce sujet Vassal, 1967). Ces feuilles à structure mixte sont mi-pennées, mi-bipennées, avec aspect à 3-5 pennes lorsque la partie proximale de la feuille est bipennée et la partie distale pennée. Ces types de feuilles ont été observés dans le groupe des *Gummiferae,* dans quelques cas individuels, aux niveaux
— 2e feuille chez *A. constricta,*
— 3e feuille (cf. *cliché* VII et *fig.* 52 *in* « Acacias africains », 1969) chez les *A. caven, nilotica* subsp. *indica, sphaerocephala, vernicosa* (aspect à 3 pennes),
— 4e feuille chez *A. caven* (aspect à 5 pennes) et *constricta* (aspect à 3 pennes),
— 5e feuille et au-delà chez *A. caven* (aspect à 5 pennes — cf. *cliché* 5, *Pl.* (II)).

Entre les modes 1A, 1B, 2 existent donc des modes mixtes de succession foliaire dans les espèces suivantes :

A. caven *A. nilotica* subsp. *indica* *A. sphaerocephala* *A. vernicosa*	mode mixte 1A-1B
A. constricta	mode mixte 1B-2

Parfois, le rachis de la feuille bipennée à deux paires de pennes est très court ou subnul et une seule penne distale, l'autre étant avortée, s'insère obliquement presque au même niveau que les pennes proximales. Ce type de feuille a été noté chez *A. constricta* (3e F.) et *A. nilotica* subsp. *indica* (6e F.). Il s'agit de feuilles incomplètes partiellement atrophiées et non de feuilles à structure mixte.

Il apparaît très rarement des feuilles mi-bipennées, mi-tripennées par subdivision partielle ou totale de folioles de 2e ordre en folioles de 3e ordre. De tels cas de tripennation partielle ont été notés exceptionnellement chez les *A. berlandieri, modesta* et *polyacantha* subsp. *polyacantha,* espèces du groupe des *Vulgares.*

3. **Glandes foliaires.**

Les observations ont été menées, dans la mesure du possible, de la plantule à l'adulte, afin d'apprécier les variations de situation et de forme des glandes au cours de l'ontogénie. Le matériel disponible n'a pas toujours été suffisant. Ainsi, pour les *A. catechu*, *horrida* et *vernicosa* nous avons constaté l'absence de glandes respectivement jusqu'aux stades 8e, 12e et 16e feuilles. Mais, faute de matériel plus important entre le jeune *Acacia* et l'adulte, il nous est impossible de dire encore à quel moment les glandes apparaissent.

Nota. — Pour mieux rendre compte des fluctuations dans la position des glandes, nous préférons appeler « glande pétiolaire distale » la glande située à l'insertion de la paire unique de pennes ou de la paire proximale de pennes. Dans la note sur les Acacias africains, cette glande est considérée comme « glande proximale du rachis primaire ».

a) *Stade d'apparition et situation des glandes.*

○ Glandes pétiolaires.

Sur les feuilles pennées, la glande pétiolaire distale n'a été observée que chez *A. caven* à partir de la 20e feuille environ sur de jeunes arbres stabilisés au stade foliaire penné (voir plus haut).

Sur les feuilles bipennées la glande pétiolaire distale est possible à partir

des 1re ou 2e feuilles chez *A. berlandieri*,
des 3e et 4e feuilles chez les *A. coulteri*, *greggii*, *leucophloea* et *pennatula*,
des 5e et 6e feuilles chez *A. lenticularis*.

Dans ces diverses espèces, cette glande disparaît ensuite au profit d'une glande également pétiolaire d'abord située dans la moitié supérieure ou vers le milieu du pétiole. Par la suite, elle peut apparaître aussi dans le tiers inférieur de celui-ci. Apparemment, il s'agit bien d'une glande ayant même valeur que la glande distale mais qui se décale plus ou moins vers la base du pétiole sur les feuilles successives.

La glande pétiolaire de la feuille bipennée peut ne pas apparaître en position distale mais s'installer d'emblée dans la moitié supérieure ou vers le milieu, parfois même dans le tiers inférieur du pétiole dans des espèces plus tardivement glanduleuses. Ceci peut être observé dès le stade 3e feuille chez *A. donnaiensis*, 5e feuille chez *A. bonariensis* et globalement entre les 8e et

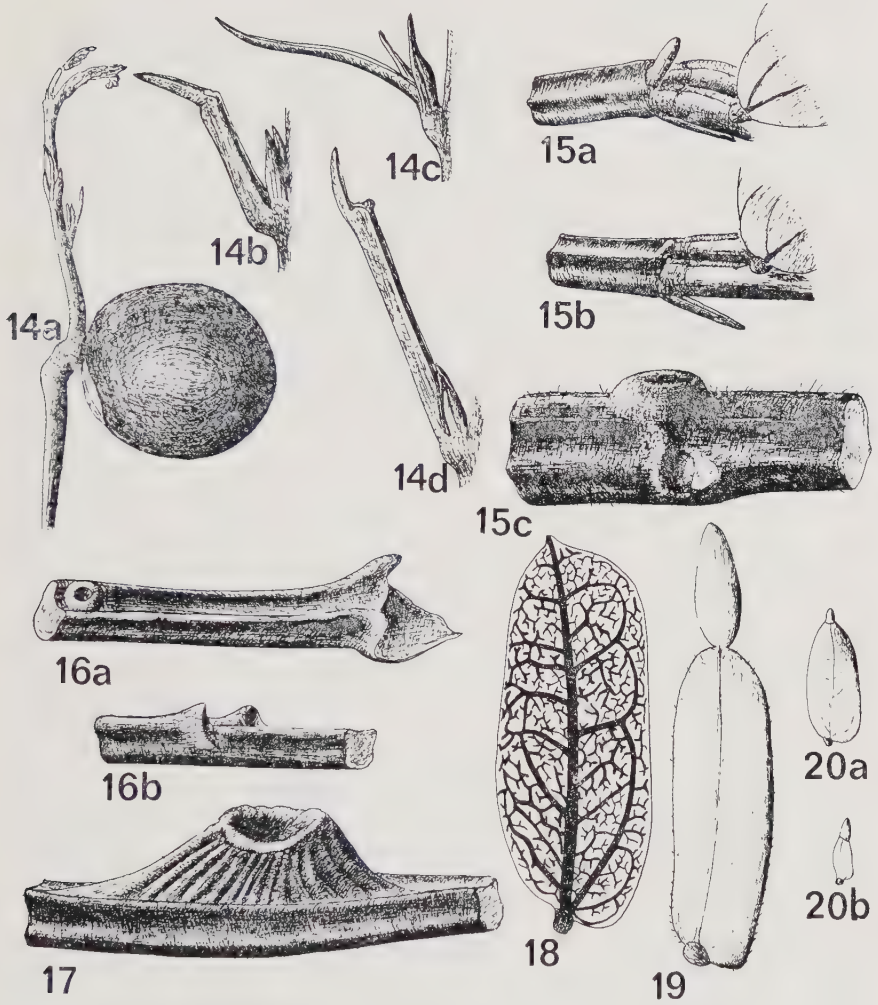


Fig. 14 : *A. greggii*, a : germination cryptocotylaire de la plantule (× 1,5); b : 1re feuille réduite (× 5); c : 2e feuille réduite (× 5); d : 3e feuille réduite (× 5). — Fig. 15 : *A. leucophloea*, types de glandes pétiolaires distales au cours de l'ontogénie (× 12), a : 7e feuille; b : 10e feuille; c : feuille de l'adulte (pennes enlevées). — Fig. 16 : *A. amentacea* (× 12), a : pétiole glanduleux et languette terminale (pennes enlevées); b : fragment de rachis secondaire (folioles enlevées). — Fig. 17 : *A. sphaerocephala*, glande pétiolaire sur feuille de l'adulte (× 12). — Fig. 18 : *A. amentacea*, foliole éclaircie de 2e feuille (× 8). — Fig. 19 : *A. sphaerocephala*, foliole proximale de 3e feuille avec corps de Belt (× 12). — Fig. 20 : *A. leucophloea*, folioles (× 12), a : foliole subproximale de 9e feuille; b : foliole proximale de 4e feuille.

20e feuilles chez les *A. amentacea, caven, constricta, modesta, pennatula, polyacantha* subsp. *polyacantha* et *sphaerocephala*. Parfois, après avoir été visible vers le milieu ou le tiers inférieur du pétiole, la glande peut être de nouveau distale sur les feuilles suivantes. Ces cas sont fréquents sur les adultes des *A. sphaerocephala* et *greggii*. La glande pétiolaire peut d'ailleurs persister en position distale jusqu'à l'adulte chez les *A. nilotica* subsp. *indica* et *leucophloea*.

Les *A. donnaiensis* et *sphaerocephala* peuvent avoir deux glandes pétiolaires, l'une dans la moitié supérieure, l'autre dans la moitié inférieure. De même, la glande pétiolaire distale peut coexister avec une autre glande dans le tiers supérieur du pétiole chez *A. greggii* (cas observé au niveau 7e feuille). Dans ces trois espèces, la glande pétiolaire en position proximale correspond vraisemblablement à une néoformation.

⊙ Glandes du rachis primaire des feuilles bipennées.

Il apparaît d'abord une glande à l'insertion de la paire distale de pennes. Elle peut être observée aussi précocement que la glande pétiolaire chez les *A. berlandieri, bonariensis, donnaiensis, lenticularis, nilotica* subsp. *indica* et *pennatula*. Elle est souvent visible sur les adultes des diverses espèces étudiées, parfois en compagnie de glandes supplémentaires situées à l'insertion des autres paires de pennes généralement distales.

⊙ Glandes du rachis secondaire des feuilles bipennées.

Quelques glandes ont été remarquées au niveau des folioles proximales et distales de quelques pennes chez *A. berlandieri*.

b) *Morphologie des glandes.*

Les glandes sont généralement circulaires à elliptiques, parfois pédonculées, plus rarement à base élargie (allure en « cratère » chez *A. sphaerocephala, fig.* 17). Les formes « en nid » (*fig* 15 c et 16 a) ou « en soucoupe » (aspect de pézize plus ou moins ouverte) sont les plus fréquentes. Sur le jeune *Acacia* les formes en verrue sont très répandues (*fig.* 15 a). L'aspect des glandes peut varier sur le même individu selon la feuille considérée (*fig.* 15 a-c). Les formes « en soucoupe » sont les moins saillantes. Elles peuvent même être légèrement enfoncées dans les tissus *(A. berlandieri)*.

Les dimensions des glandes varient au cours de l'ontogénie. Sur la plantule, les plus petites ont un diamètre ou une longueur de l'ordre de 0,1 mm *(A. greggii, nilotica* subsp. *indica ...)*. Les plus grandes, chez l'adulte, peuvent atteindre 3 mm de longueur *(A. berlandieri, sphaerocephala)*.

Leur couleur est généralement verdâtre sur la plantule. Sur l'adulte, elle est brune ou marron, parfois rougeâtre ou noirâtre.

4. Forme générale et nervation des folioles.

Les folioles présentent toujours une dissymétrie, plus ou moins importante, à la base du limbe. Celle-ci est très nette chez *A. sphaerocephala* (*fig.* 19). La forme générale est le plus souvent globalement elliptique, parfois elliptique-large *(A. modesta)* ou elliptique-oblongue *(A. pennatula, A. caven)*.

La taille des folioles est très variable selon les espèces et également sur le même individu, au cours de l'ontogénie. Les plus petites folioles ont été observées chez les *A. caven, constricta, pennatula* et *vernicosa* (1 à 2 mm environ sur l'adulte) et les plus grandes chez *A. lenticularis* (plus de 2 cm chez l'adulte).

Particularités.

A partir de la 20e feuille environ, le jeune *A. sphaerocephala* forme des folioles proximales terminées par un appendice charnu, de couleur ivoire (*fig.* 19), connu sous le nom de « corps de Belt » (« Beltian body »). Cet appendice est également susceptible d'apparaître à l'extrémité du rachis, mais ceci n'a pas été observé sur les jeunes *A. sphaerocephala* que nous avons en culture. Les « corps de Belt » ont été particulièrement bien décrits par Darwin [1877] et Jokl [1917][9]. Sont-ils homologues de certaines glandes foliaires marginales (interprétation de Darwin) ou correspondent-ils à l'extrémité foliaire modifiée (interprétation de Jokl)? Pour Rickson [1969], les « corps de Belt » ne ressemblent ni à des glandes ni à des extrémités foliaires modifiées. Le problème n'est donc pas encore résolu. Rappelons que ces appendices existent dans l'espèce voisine *A. cornigera* (L.) Willd., également myrmécophile. Ils sont riches en albuminoïdes et sont recherchés par des fourmis du genre *Pseudomyrmex*.

Des appendices assez analogues aux « corps de Belt » par leur couleur, mais plus rares et en général proportionnellement moins développés, sont observables sur les plantules, parfois même sur l'adulte, au niveau des paires proximales de folioles chez les *A. leucophloea* (*fig.* 20 a, b), *pennatula* et *vernicosa*. Il semble que ces appendices proviennent d'un développement particulier du mucron terminal de la foliole. Cette structure s'apparente à celle que nous avons décrite à propos de l'espèce *A. macrothyrsa* (*fig.* 67 a, b *in* Acacias africains, 1969). Y a-t-il homologie entre ces appendices et les « corps de Belt »? Les *A. macrothyrsa, leucophloea, pennatula*

9. L'article de M. Jokl cité par R. Rickson [1969] a les références suivantes : 1917 — Über die Belt'schen Körperchen, *Kaiserl. Akad. Wien*, pp. 915-926.

et *vernicosa* ne sont pas myrmécophiles, mais ce fait ne constitue pas un argument suffisant. Une étude histogénique et biochimique serait nécessaire pour préciser si l'homologie est réelle.

L'étude de la nervation foliolaire a été faite à partir d'échantillons conservés en alcool (et débarrassés de leur chlorophylle ou éclaircis par la méthode de J.-M. Gastaud citée plus haut). Les folioles sont penninerves. Une à trois nervures accessoires divergent à partir de la base du limbe[10].

L'examen de la nervation de la face inférieure des folioles sur échantillons d'herbier permet la subdivision suivante.

a) La nervure primaire, les nervures accessoires et secondaires ainsi que, fréquemment, les nervures tertiaires, sont apparentes à la face inférieure du limbe chez les *A. amentacea, berlandieri* et *modesta*. Ces nervures sont particulièrement épaisses chez *A. amentacea* (*fig.* 18) et, particularité rare, sont saillantes sur les deux faces de la foliole.

b) La nervure primaire, les nervures accessoires et fréquemment les nervures secondaires, sont apparentes à la face inférieure du limbe, chez les *A. bonariensis, catechu, coulteri, donnaiensis, greggii, lenticularis, polyacantha* subsp. *polyacantha* et *leucophloea*.

c) La nervure primaire est généralement seule apparente à la face inférieure du limbe en compagnie de nervures accessoires, chez les *A. caven, constricta, horrida, nilotica* subsp. *indica, pennatula, sphaerocephala* et *vernicosa*.

Notons que les *A. amentacea* et *sphaerocephala* ont des folioles vernissées.

5. **Morphologie du pétiole.**

Le pétiole de la plantule est creusé d'une gouttière; sur les feuilles de l'adulte, celle-ci peut être encore très nette ou bien réduite à un sillon étroit peu profond.

Au cours de l'ontogénie, la longueur du pétiole varie.

— Elle décroît à partir du stade 1re feuille et au cours des premiers stades foliaires, puis se stabilise précocement chez *A. berlandieri* (*cliché* 1, *Pl.* (I)).

— Elle croît au cours des premiers stades foliaires, atteint son maximum sur la jeune plantule, puis décroît chez les *A. amentacea* et *pennatula* : le pétiole de l'adulte est ainsi de longueur analogue à celle des feuilles primordiales.

---

10. Pour la définition des types de nervures, voir p. (40) *in* Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique, 1970.

— Elle croît à partir du stade 1re feuille et durant les premiers stades foliaires, puis tend à se stabiliser dès la jeune plantule ou varie faiblement par la suite (croissance ou décroissance légère de taille) dans les autres espèces.

6. **Particularités.**

Chez les *A. berlandieri, coulteri* et *greggii,* des folioles proximales des feuilles bipennées peuvent être remplacées par des languettes courtes obtriangulaires étroites.

Des languettes peuvent également être visibles à l'insertion des pennes des feuilles bipennées. Elles sont particulièrement nettes chez *A. nilotica* subsp. *indica.* Sur cette espèce, des folioles bien développées remplacent parfois ces languettes (cf. *fig.* 68 a *in* Acacias africains, 1969). Nous accordons valeur de stipelles à ces languettes situées à l'insertion des pennes. De telles stipelles sont reconnaissables également chez *A. caven.* Quelques protubérances de longueur et de forme variables, au même niveau, ont peut-être même valeur chez les *A. amentacea* (*fig.* 16 a), *constricta, greggii* et *sphaerocephala.* La présence de ces protubérances et d'une languette terminale très élargie confère à l'extrémité du pétiole d'*A. amentacea* une structure très particulière. Dans cette même espèce, les folioles s'insèrent dans des cavités dominées par des protubérances assez analogues à celles des pennes (*fig.* 16 b).

J. PILOSITÉ

Seule une brève étude macroscopique de la pilosité a été réalisée.

Des poils glanduleux brunâtres à rougeâtres, globuleux, « en massue » ou plus ou moins linéaires apparaissent sur tous les jeunes Acacias asiatiques et américains observés. Ils sont surtout situés aux insertions des cotylédons, feuilles, pennes et folioles; mais ils peuvent être également épars, et peu abondants, chez les *A. berlandieri, coulteri, donnaiensis, amentacea, constricta, nilotica* subsp. *indica* et *pennatula.* Les poils épars sont par contre nombreux chez *A. vernicosa* dont les jeunes organes de l'adulte ont ainsi un aspect particulièrement gluant.

Les poils tecteurs, plus ou moins abondants selon les espèces, ont une densité généralement croissante de la plantule à l'adulte. Cette pilosité est particulièrement développée chez les *A. berlandieri, donnaiensis* et *pennatula,* faible ou nulle chez les *A. bonariensis, constricta, greggii, horrida, lenticularis, modesta, nilotica* subsp. *indica, polyacantha* subsp. *polyacantha* et *sphaerocephala.* Dans les espèces non citées, la pilosité est faiblement à moyennement dense.

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Les observations ontogéniques que nous avons détaillées constituent un apport nouveau à la connaissance de la morphologie des Acacias asiatiques et américains.

Cette analyse fournit en outre un certain nombre de documents exploitables pour les recherches taxonomiques.

Les différentes espèces étudiées ont un certain nombre de points communs. Les cotylédons sont moyennement à nettement charnus, auriculés et ont une nervation flabellée. Les feuilles s'insèrent sur deux hélices foliaires dextrorses ou sinistrorses. Elles sont plus ou moins tôt bipennées et généralement munies de glandes dès la jeune plantule. Les folioles sont penninerves et dissymétriques à la base. Des poils glanduleux s'insèrent à l'aisselle des cotylédons, feuilles, pennes et folioles.

Si l'on excepte *A. greggii*, toutes les espèces ont une germination phanérocotylaire, forment un hypocotyle chlorophyllien et ont leurs cotylédons verts sur les deux faces.

Les critères « types de germination », « type de spinescence », « mode de succession foliaire » et « caractère du collet » nous paraissent fondamentaux pour la recherche de subdivisions au sein de cet ensemble. Voici le classement global obtenu.

A. Germination cryptocotylaire (hypocotyle subnul ou très court).
Spinescence non stipulaire. Aiguillons épars.
Premières feuilles atrophiées.
Collet non saillant.

A. greggii.

B. Germination phanérocotylaire.

1. Spinescence non stipulaire. Aiguillons épars seulement.
Mode de succession foliaire 3.
Collet non saillant ou peu saillant.
A. berlandieri, A. bonariensis, A. donnaiensis.

2. Spinescence non stipulaire. Deux aiguillons infrastipulaires.
Aiguillons épars et aiguillon infrapétiolaire possibles.
Modes de succession foliaire 1B, 2 et 3.
Collet marqué par un léger rétrécissement ou par une crête annulaire peu saillante.

A. catechu, A. lenticularis, A. modesta, A. polyacantha subsp. *polyacantha.*

3. Spinescence stipulaire. Pas d'aiguillons.
Modes de succession foliaire 1A, 1B, 2 (variations ontogéniques foliaires possibles).
Collet le plus souvent marqué par une crête annulaire saillante ou, parfois, par un rétrécissement.
Acacias *Gummiferae* (+ *A. coulteri*).

SUBDIVISION A

L'espèce *greggii*, par son type de germination et l'atrophie des feuilles primordiales se distingue nettement des autres Acacias. La persistance des cotylédons est ici particulièrement longue.

Cette espèce a en commun avec les *A. berlandieri, bonariensis* et *donnaiensis* les caractères suivants :

— présence d'aiguillons épars; absence d'aiguillons infrastipulaires et infrapétiolaires;
— limite épicotyle-hypocotyle non saillante ou très peu saillante;
— plurinervation des stipules, du moins sur la jeune plantule;
— deux premières feuilles le plus souvent alternes;
— mode de succession foliaire vraisemblablement dérivé du type 3;
— glandes foliaires possibles avant le stade 6e feuille;
— nervures primaires accessoires et secondaires apparentes à la face inférieure du limbe foliaire.

A. greggii a des cotylédons à long pétiole, analogues par leur forme à ceux d'*A. berlandieri* (cf. le diagramme de la p. (9)). Leurs dimensions sont d'ailleurs voisines. Ces deux espèces peuvent d'autre part avoir des folioles proximales réduites à des languettes. *A. berlandieri* et *A. greggii* ont enfin en commun les dimensions réduites de l'hypocotyle.

SUBDIVISION B

GROUPE 1

Les trois espèces de ce groupe ont des points communs qui sont évoqués plus haut (subdivision A). Elles peuvent être dissociées par un certain nombre de caractères.

1a. Épanouissement des cotylédons au niveau du sol (hypocotyle court).
Cotylédons de grande taille (Lc2m voisine de 15 mm), de forme globalement elliptique large (Lc2m/lcm = 1,2), pétiolés (Lc1m/lpm = 3,3), pouvant persister jusqu'au stade 8e feuille environ.
Stipules souvent dissymétriques lancéolées ou parfois presque aussi larges que longues.

Glandes foliaires possibles sur la première feuille (glande pétiolaire distale et glande au niveau de la paire distale de pennes). Glandes possibles sur les rachis secondaires.
Folioles proximales parfois réduites à des languettes.
Nervures primaires, accessoires, secondaires et parfois tertiaires apparentes à la face inférieure des folioles.
A. berlandieri.

1b. Épanouissement des cotylédons au-dessus du sol.
Cotylédons de taille moyenne (Lc2m voisine de 10,5 mm), de forme globalement elliptique à elliptique étroite (Lc2m/lcm = 1,9-2,6), subsessiles à sessiles, précocement caducs (stades 2e à 4e feuille).
Stipules lancéolées, symétriques ou à dissymétrie peu accusée.
Glandes foliaires possibles à partir des 3e à 5e feuilles (glandes dans la moitié supérieure du pétiole et glande à l'insertion de la paire distale de pennes).
Folioles proximales jamais réduites à des languettes.
Nervures primaires, accessoires, parfois secondaires, seules apparentes à la face inférieure des folioles.

+ Collet non saillant.
Cotylédons globalement elliptiques (Lc2m/lcm = 1,9), à nervation flabellée.
Première feuille à une paire de pennes.
Pas de poils glanduleux épars.
A. bonariensis.

+ Collet marqué par une légère crête annulaire.
Cotylédons globalement elliptiques étroits (Lc2m/lcm = 2,6), à nervation parallèle.
Première feuille à 2 paires de pennes.
Poils glanduleux épars possibles.
A. donnaiensis.

GROUPE 2

En dehors des caractères cités plus haut, les espèces de ce groupe ont les points communs suivants :
— les cotylédons ont un limbe globalement elliptique large à elliptique transversal (Lc2m/lcm = 0,9-1,1), et un pétiole moyen à long (Lc1m/lpm = 4,0-6,6).
— les nervures primaires, accessoires, secondaires, plus rarement tertiaires *(A. modesta)*, sont apparentes à la face inférieure des folioles.

Trois sous-groupes peuvent être distingués.

2a. Mode de succession foliaire 3 (1re feuille à une paire de pennes).
Stipules à 1-3 nervures.
A. catechu.

2b. Mode de succession foliaire 2.
Stipules à 1 nervure.
A. polyacantha subsp. *polyacantha.*

2c. Mode de succession foliaire 1B dominant.

2c′. Hypocotyle très court (cotylédon au ras du sol).
Épicotyle aplati dans le plan d'insertion des cotylédons.
Grands cotylédons (Lc2m voisine de 18 mm), pouvant persister au-delà du stade 10e feuille.
Stipules à 1-2 nervures.
Première feuille à 6-7 paires de folioles.
A. lenticularis.

2c″. Hypocotyle généralement long.
Épicotyle non aplati.
Cotylédons de taille moyenne (Lc2m = 9,0 mm), ne persistant pas au-delà du stade 6e feuille.
Stipules à 1 nervure.
Première feuille à 3-6 paires de folioles.
A. modesta.

GROUPE 3

Ce groupe rassemble les Acacias de la série *Gummiferae* auxquels il faut adjoindre *A. coulteri* que Bentham situe par erreur dans les *Vulgares* du fait de l'aspect inerme de l'adulte. Rappelons que par son type cotylédonaire cette espèce s'inclut nettement parmi les *Gummiferae.*

Les diverses espèces ainsi associées ont toutes des cotylédons pétiolés et une limite épicotyle-hypocotyle plus ou moins saillante.

La recherche d'un classement cohérent se heurte ici aux difficultés déjà rencontrées à propos des Acacias d'Afrique. En effet nous disposons d'un nombre insuffisant de caractères différentiels. D'autre part, les caractères disponibles, aux corrélations floues, ne permettent pas de créer des subdivisions nettes, de valeur naturelle. Certains critères, tels les modes de succession foliaire, se prêtent d'ailleurs plus à une mise en série des espèces qu'à un découpage « horizontal » du groupe. Le classement de la p. (19) basé sur ce critère est révélateur de niveaux évolutifs distincts mais où les liens naturels entre taxons ne sont pas nécessairement étroits. Ceci est d'autant plus accentué ici que le nombre d'espèces étudié est faible. Nous retrouvons ainsi l'idée, exprimée lors de

l'étude des Acacias africains, d'une juxtaposition d'espèces probablement situées dans des lignées différentes.

Au total, un classement naturel des *Gummiferae* ne pourra donc se fonder que sur l'utilisation du plus grand nombre possible de critères (graines, pollens, cytologie, etc...) et devra rendre compte des affinités naturelles entre espèces c'est-à-dire de leurs liens phylétiques.

En conclusion, cette étude des plantules d'Acacias asiatiques et américains permet de dégager les faits suivants.

Les Acacias *Vulgares* forment un ensemble hétérogène dans lequel il faut séparer

A. greggii,

A. berlandieri, bonariensis, donnaiensis,

A. catechu, lenticularis, modesta, polyacantha subsp. *polyacantha.*

Ceci n'exclut pas les liens d'ordre phylétique entre ces diverses subdivisions.

Les Acacias *Gummiferae,* auxquels il convient d'associer *A. coulteri,* constituent un groupe homogène à certains égards mais cependant complexe où seul un classement des espèces dans des lignées distinctes peut être en mesure de rendre compte de la grande diversification morphologique.

La confrontation de nombreux critères dans une synthèse générale sur les Acacias étudiés permettra de compléter ces données et de rechercher les liens phylétiques entre les espèes des différents groupes.

BIBLIOGRAPHIE

Baker (J. G.). 1879. *Leguminosae, in* J. D. Hooker, Flora of British India, II, pp. 56-306.

Bentham (G.). 1875. Revision of the suborder *Mimoseae. Trans. Linn. Soc. London,* 30, pp. 335-668, plates LXVI-LXX.

Brandis (D.). 1874. The forest flora of North West and Central India. *Mimoseae,* pp. 167-189.

Brenan (J.P.M.). 1956. Notes on *Mimosoideae II. Kew Bulletin,* 1956, N° 2, pp. 185-205.

Britton (N.) & J.N. Rose. 1928. North American Flora, vol. 23, parts 1-3. *Publ. of the New York Botan. Garden.*

Burkart (A.). 1952. Las leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. 2e Ed. 569 p., 23 pl. h.-t., Acme Agency S.R.L., Buenos Aires.

Cambage (R.H.). 1921. *Acacia seedlings.* Part VII. *Journ. and Proceed. Royal Soc. New South Wales,* LV, pp. 105-123, 4 pl.

Darwin (F.). 1877. On the glandular bodies on *Acacia sphaerocephala* and *Cecropia peltata* serving as food for ants. *Journ. of the Linnean Soc. of London,* 15, pp. 398-409.

Duke (J.A.). 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri Bot. Gard.,* 52, pp. 314-350, 21 pl. h.-t.

GAGNEPAIN (F.). 1908-1923. Légumineuses *in* Flore générale de l'Indochine, t. II; Genre *Acacia* pp. 76-84. Masson et C^ie^ Paris.

JANZEN (D.H.). 1966. Coevolution of mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution,* 20, N° 3, pp. 249-275.

LEONARD (J.). 1957. *Genera* des *Cynometreae* et des *Amherstieae* africaines. (*Leguminosae - Caesalpinioideae*). Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mém. Acad. Roy. Belgique, classe des Sciences,* XXX, 2, 312 p., 24 pl., 23 phot.

MAHESHWARI (J.K.). 1965. Illustrations of the flora of Delhi. 1 vol. 282 p. et Additions of the flora of Delhi, XX p. Council of Scientific and Industrial Research, New Delhi.

RICKSON (F.R.). 1969. Developmental aspects of the shoot apex, leaf and Beltian bodies of *Acacia cornigera. Amer. Journ. Bot.,* 56, 2, pp. 195-200.

SARGENT (Ch.S.). 1947. The silva of North America, vol. III et vol. XIII, New York.

SPEGAZZINI (C.). 1921. Acacieas argentinas. *Bol. Acad. nac. Cien.* Cordoba, XXVI, pp. 161-334.

STANDLEY (P.). 1922. Trees and shrubs of Mexico. *Contrib. from the U.S. National Herbarium,* vol. 23, part 2, Washington. Mimosées pp. 348-400.

TROUP (R.S.). 1921. The silviculture of indian trees, T. II, *Leguminosae,* pp. 337-486; fig. 137-183, Clarendon Press, Oxford.

VASSAL (J.). 1965. Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 100, 3/4, pp. 312-320, 9 fig.

VASSAL (J.). 1967. Variations individuelles au cours des premiers stades foliaires chez *Acacia caven* (MOL.) MOL. *Bull. Soc. His. nat. Toulouse,* 103, 1/2, pp. 223-231, 3 fig.

VASSAL (J.). 1969. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia.* Acacias africains. *Bull. Soc. His. nat. Toulouse,* 105, 1/2, pp. 55-111, 68 fig., XVI phot.

VASSAL (J.). 1970. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia.* Acacias insulaires des Océans indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaii. I, Acacias à phyllodes ou *Phyllodineae. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 106, 1/2, pp. 191-276, VI pl. h.-t., 73 fig., 3 tabl.

VINES (R.A.). 1960. Trees, shrubs and woody vines of the Southwest. A guide for the States of Arkansas, Louisiana, New Mexico, Oklahoma and Texas. University of Texas Press, Austin. Genre *Acacia* pp. 491-500.

WIGHT (R.) & G.A.W. ARNOTT. 1834. *Prodromus florae peninsulae Indiae orientalis.* vol. I, London. *Mimoseae* pp. 267-279.

(Laboratoire de Botanique et Biogéographie, Université Paul Sabatier, Toulouse)

(Trav. du Labo. forestier de Toulouse, T. I, vol. VIII, art. XV, 1971.)

Légende des planches hors-texte

Pl. (I). Plantules (× 0,8).

1. *A. berlandieri.* — 2. *A. catechu.* — 3. *A. amentacea.* — 4. *A. vernicosa*

Pl. (II). Variations des types foliaires sur le jeune *A. caven.*

5. Sommet de tige d'*Acacia* de 2 ans, à feuillage penné ou mixte (× 2). — 6. Sommet de tige d'*Acacia* de 2 ans, à feuillage bipenné (× 0,8).

1

2

3

4

5

6

EXTRAIT DU BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE
T. 106, 1970, PP. 191-276, 6 PL. H.-T.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES D'*ACACIA*. ACACIAS INSULAIRES DES OCÉANS INDIEN ET PACIFIQUE : AUSTRALIE, FORMOSE, ILES MAURICE ET HAWAII

par J. VASSAL

RÉSUMÉ

Après une introduction générale relative à l'ensemble des Acacias à phyllodes et bipennés originaires d'Australie et des îles Formose, Maurice et Hawaii, l'auteur traite en première partie des *Phyllodineae*.

Les résultats d'une étude morphologique de 65 espèces appartenant aux différentes subdivisions de BENTHAM sont exposés sous forme d'une synthèse des observations portant sur le collet, l'hypocotyle, les cotylédons (forme, nervation, durée...), l'épicotyle, les stipules (taille, nervation), la morphologie foliaire (nombres de paires de pennes et de folioles, modes de succession foliaire, morphologie des folioles, phyllodinisation, phyllocladisation, « lépidisation », glandes foliaires), la phyllotaxie des premières feuilles et la pilosité (poils glanduleux et tecteurs).

Après une analyse critique de la valeur du phyllode, l'auteur conclut à l'origine strictement pétiolaire de celui-ci. Une interprétation de la valeur de l'écaille d'*A. spinescens* est proposée (coalescence et condensation des stipules et de la feuille).

Dans une synthèse générale des observations, un essai de classement naturel des espèces étudiées est réalisé essentiellement à partir des caractères de la plantule. Ainsi apparaissent 4 groupes distincts, d'importance variable, de parenté lointaine ou proche. Les subdivisions d'ensemble ou de détail illustrent la grande diversification des Acacias à phyllodes. L'accent est mis sur la nécessité de tester la valeur des subdivisions proposées dans un vaste regroupement de tous les critères (graines, pollens, cytologie, fleurs, fruits...) et de rechercher la place phylétique respective des différents groupes.

HISTORIQUE ET BUT RECHERCHÉ

On doit à CAMBAGE de connaître les grands traits de la morphologie des plantules d'Acacias australiens. En effet cet auteur a publié, de 1914 à 1928, des séries de descriptions accompagnées de photographies portant sur 118 espèces de *Phyllodineae*, 10 espèces de *Botryocephalae*, 3 espèces de *Pulchellae* et 3 espèces de *Gummiferae* (dont 2 introduites). En dehors des travaux de CAMBAGE, on ne peut signaler que des observations très fragmentaires concernant un petit nombre d'espèces australiennes. Ainsi, des indications

souvent peu détaillées concernent les *A. verticillata, oswaldi, dealbata* (Lubbock, 1892), *insolita* (Diels et Pritzel, 1905), *cultriformis* (Hickel, 1911 - Troll, 1967), *retinodes* (Hickel, 1911), *baileyana* (Newman, 1933), *cyclopis* (Troll, 1967) et *peuce* (Pryor, 1967).

Les monographies de Cambage sont les plus complètes. Pour chaque espèce sont successivement décrits l'hypocotyle, les cotylédons, la tige, les feuilles. L'auteur insiste particulièrement sur les types foliaires successifs (nombres de paires de pennes et de folioles, dimensions, couleur, début de la phyllodinisation, caractères généraux des phyllodes). L'article de 1915 renferme d'importantes généralités : quelques précisions sont notamment données sur les deux premières feuilles, sur le passage de la feuille bipennée au phyllode, ainsi que sur l'intérêt évolutif que présente l'existence d'une ou deux feuilles pennées sur la jeune plantule. Par la suite, à l'occasion de chaque article, Cambage fait un certain nombre de remarques sur quelques particularités morphologiques ou biologiques (espèces à 2 premières feuilles pennées, à nombre de paires de pennes supérieur à 1, mouvements nycthéméraux des feuilles, présence ou absence de glandes foliaires dans les groupes de Bentham...).

Le problème de la valeur du phyllode, qui suppose une connaissance de l'ontogénie, a depuis longtemps fait l'objet de recherches. A la première interprétation de de Candolle [1813 et 1827], créateur du mot « phyllode », sont venues s'ajouter des précisions complémentaires dues notamment aux travaux et discussions de Bentham [1864], Mann [1894], Goebel [1905], Flechter [1920], Cambage [1914-1928], Peters [1925], Bugnon [1926], Catalano [1934], Boke [1940], Lemesle [1960-1963], Troll [1967], Kaplan [1969]. Les idées exprimées par ces auteurs seront reprises plus loin et confrontées avec nos propres conceptions.

Notre but est double : apporter de nouvelles lumières sur la morphologie des jeunes Acacias, encore mal connue à plusieurs points de vue (en exposant notamment notre opinion sur la valeur du phyllode), et utiliser ces matériaux pour tenter de clarifier les problèmes de taxonomie et phylogénie. A cet effet nous avons élargi le champ des observations précédemment menées par les auteurs qui nous ont précédé, en approfondissant plus particulièrement les études de la plantule au stade cotylédonaire, des stipules (nervation et dimensions), des formes et situations des glandes foliaires, et de l'ontogénie foliaire (modes de succession foliaire et leurs variations individuelles, passage de la feuille bipennée au phyllode, nervation des phyllodes). C'est pourquoi un certain nombre d'espèces déjà étudiées par Cambage figurent de nouveau dans

cet article. Le choix de l'ensemble des espèces a été guidé par la nécessité d'illustrer, autant que possible, les différentes subdivisions de BENTHAM qui sont encore conservées aujourd'hui, au moins dans leurs grandes lignes.

Après quelques précisions générales sur le matériel utilisé, nous exposerons successivement les résultats de nos observations sur les Acacias à phyllodes (*Phyllodineae*) et les Acacias bipennés (*Botryocephalae, Pulchellae, Gummiferae*). Dans chacun des paragraphes, nous ferons le bilan des connaissances, concernant les espèces étudiées, sur le point précis qui sera traité.

MATÉRIEL UTILISÉ

Les graines proviennent de divers jardins botaniques (jardins botaniques européens ou australiens le plus souvent), d'organismes forestiers ou d'établissements spécialisés dans la vente des semences.

Nos remerciements vont plus particulièrement à M^me^ L. DUIGAN (Melbourne), à MM. G. H. ALTHOFER (Dripstone), J. S. BEARD (Perth), F. BLASCO (Pondichéry), N. BYRNES (Darwin), T. R. N. LOTHIAN (Adélaïde), K. MAIR (Sydney), J. MARNIER-LAPOSTOLLE (Saint-Jean-Cap-Ferrat), O. MASERA (Vintimille), L. PEDLEY (Brisbane), R. T. M. PESCOTT (Melbourne), L. D. PRYOR (Canberra), T. REICHSTEIN (Adélaïde), P. RIVALS (Toulouse), T. RWAN (Taipei), R. SWINBOURNE (Adélaïde), J. H. WILLIS (Melbourne), WEI-FANG LIN (Taipei), C. D. WHITESELL (Honolulu), ainsi qu'aux divers jardins botaniques ou organismes forestiers pour le matériel qu'ils nous ont procuré ou pour leurs nombreux conseils et renseignements.

Le problème de l'authentification du matériel a souvent été délicat à résoudre.

Nous exprimons ici toute notre reconnaissance à M^me^ M. TINDALE et à M^r^ A. B. COURT pour la part qu'ils ont bien voulu prendre dans la détermination de quelques espèces.

L'étude critique du matériel a été facilitée lorsque les graines nous ont été envoyées avec un herbier de référence ou des fragments de cet herbier (gousses, feuilles).

D'autre part, de nombreuses déterminations ont pu être faites après étude morphologique du feuillage adulte ou même des fleurs et fruits, obtenus après plusieurs mois de culture en serre, et issus des lots de plantules observées.

Nous devons à l'obligeance de M. le Professeur A. Aubréville et de Sir G. Taylor d'avoir pu effectuer d'utiles confrontations avec quelques échantillons d'herbier du Muséum d'Histoire naturelle de Paris ou de Kew. Qu'ils soient ici vivement remerciés.

Nous exprimons enfin notre reconnaissance à M. le Professeur J. E. Loiseau qui nous a apporté de très utiles précisions sur les problèmes phyllotaxiques relatifs à quelques espèces du groupe des *Phyllodineae*.

Les germinations ont eu lieu en serre, généralement à la fin du printemps et en lumière naturelle. Pour faciliter celles-ci, les graines ont subi préalablement une scarification ou un bref ébouillantage. Ainsi la levée des jeunes plantules a pu s'effectuer, très souvent, dans la semaine suivant la mise en germination.

PREMIÈRE PARTIE

LES ACACIAS A PHYLLODES OU PHYLLODINEAE

ESPÈCES ÉTUDIÉES[1] :

Les espèces sont ordonnées d'après le classement et les subdivisions proposées par BENTHAM [1875]. Les binômes marqués d'un astérisque n'ont fait jusqu'à ce jour l'objet d'aucune description.

Sous-série I : ALATAE.

1. *A. diptera** LINDL.

— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines C.P.I.W. 853, plantules AC 822, AC 1 000.

Sous-série II : CONTINUAE.

2. *A. continua* BENTH.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 135, AC 919.
— Australie, coll. Forest Department, Adelaïde, S.A., plantules AC 295.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 920.

3. *A. peuce* F.V.M.

— Australie, désert de Simpson, N. T., coll. Botany Department, Canberra, A.C.T., 1966, réf. Herb. sans n°, dét. L. D. PRYOR, plantules AC 863.

4. *A. triptera* BENTH.

— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 887, AC 981.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 888, AC 982.

Sous-série III : PUNGENTES.

Aphyllae.

5. *A. spinescens** BENTH.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., graines n° 16 ou sans n°, plantules AC 876, AC 877, AC 971.

---

1. Lorsqu'aucune indication n'est fournie sur la détermination du matériel, celle-ci a été effectuée par le collecteur et contrôlée par nos soins.

Uninerves.

6. *A. tetragonophylla* F.V.M.

— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines C.P.I.W. 580, plantules AC 886, AC 979.

— Australie, coll. Forests Department, Perth, W.A., graines n° 1356, plantules AC 885, AC 980.

7. *A. ulicifolia* (Salisb.) Court (= *A. juniperina* (Vent.) Willd.)

— Australie, coll., Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., dét. A. Court, plantules AC 890, AC 983.

— Australie, coll. Botanic Gardens, Brisbane, Queensland, plantules AC 891, AC 984.

Spicatae.

8. *A. oxycedrus* Sieb. ex D.C.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 958, AC 269.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 957, AC 268.

9. *A. verticillata* (L'Herit.) Willd.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 102.

— Belgique, coll. Plantentuin Rijksuniversiteit, Gent, graines n° 1514, plantules AC 104.

— Allemagne, coll. Botanischer Garten, Köln, plantules AC 109.

— France, coll. Jardin Thuret, Antibes, plantules AC 103.

Sous-série IV : Calamiformes.

Plurinerves.

10. *A. elongata* Sieb. ex D.C.[3]

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 828, AC 78.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 827, AC 936.

— Australie, coll. T. Reichstein TR 326, 24-11-1967, Arboretum, Botanic Garden, Adélaïde, S.A., réf. Herb. 2721, dét. R. Swinbourne, plantules AC 908.

11. *A. sowdeni** Maiden

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 875.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., graines n° 26, plantules AC 874.

Uninerves.

12. *A. calamifolia** Sweet ex Lindl.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 132.

— Australie, coll. T. Reichstein TR 335, 28-11-1967, Arboretum, Botanic Garden, Adélaïde, S.A., réf. Herb. 2734, dét. R. Swinbourne, plantules AC 997.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 999.

13. *A. extensa* LINDL.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 207.
— Australie, coll. T. REISCHSTEIN TR 320, 24-11-1967, Arboretum, Botanic Garden, Adelaïde, S.A., réf. Herb. 2719, dét. R. SWINBOURNE, plantules AC 907.
— Allemagne, coll. Botanischer Garten der Universität, Gottingen, plantules AC 80.

14. *A. rossei** F.V.M.[2]

— Australie, coll. Forests Department, Perth, W. A., graines n° 1254, plantules AC 969.
— France, coll. Ets VERSEPUY, le Puy, graines n° 6778, plantules AC 1010.

Sous-série V : BRUNIOIDEAE.

15. *A. conferta* CUNN. ex BENTH.[3]

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 140, AC 918.
— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 917.

Sous-série VI : UNINERVES.

Armatae.

16. *A. armata* R. BR.

— Portugal, coll. Jardin Botanico da Universidade, Coimbra, plantules AC 9, AC 239.
— Autriche, coll. Alpen Garten in Belvedere, Wien, plantules AC 13.
— Tunisie coll. I.N.R.A.T., Ariana, plantules AC 11.
— Italie, coll. Giardino Botanico HANBURY, La Mortola, Ventimiglia, plantules AC 240.
— Angleterre, coll. Parks & Gardens Department, Liverpool, plantules AC 10.

17. *A. strongylophylla** F.V.M.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S. A., plantules AC 977.

Brevifoliae.

18. *A. acinacea* LINDL.

— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 800.

(15. *A. conferta* CUNN. ex BENTH., déjà cité)

19. *A. glandulicarpa** READER

— Australie, coll. T. REICHSTEIN TR 328, 28-11-1967, Arboretum, Botanic Garden, Adelaïde, S.A., réf. Herb. 2730, dét. R. SWINBOURNE, plantules AC 909, AC 910.

---

2. Conformément à l'opinion de DIELS et PRITZEL [1905] nous plaçons ici *A. rossei* parmi les *Calamiformes* et non parmi les *Brunioideae*, groupe où cette espèce a été préalablement située par F. V. MUELLER.

3. BENTHAM situe aussi les *A. elongata* et *conferta* respectivement parmi les *Plurinerves Oligoneurae* et les *Uninerves Brevifoliae*.

20. *A. hispidula* (Sm.) Willd.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 838, AC 1 001.

21. *A. rotundifolia* Hook. (= *A. obliqua* Cunn.)

— Australie, Templars, S.A., coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., graines SR 448, plantules AC 867.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A. graines n° 75, plantules AC 866.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., graines n° 16, plantules AC 868.

22. *A. undulifolia* Cunn.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 892, AC 985.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 893.

Angustifoliae.

23. *A. dodonaeifolia** (Pers.) Willd.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A. réf. gousses, plantules AC 151.
— Angleterre, coll. Major Howell, Cobham, Surrey, plantules AC 825.

24. *A. stricta* (Andr.) Willd.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 150.
— Australie, coll. T. Reichstein, TR 323, 24-11-1967, Arboretum, Botanic Garden, Adelaïde, S.A., réf. Herb. 2718, dét. R. Swinbourne, plantules AC 911.

25. *A. victoriae* Benth. (= *A. sentis* F.V.M.)

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 897.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 115, AC 898.
— France, coll. Ets. Versepuy, Le Puy, graines n° 5 283, plantules AC 987.

Racemosae.

26. *A. brachybotrya** Benth.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 256.
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 808.

27. *A. buxifolia* Cunn.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 923.
— France, coll. Ets. Versepuy, Le Puy, graines n° 4 872, plantules AC 921.

28. *A. cultriformis* Cunn.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 123.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 124.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 125.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 287.

29. *A. decora* Reichb.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., réf. gousses, plantules AC 155.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 819.
— U.S.A., coll. Herbst Brothers Seedsmen, New York, plantules AC 820.

30. *A. falciformis* D. C.

— Australie, Central Western Plains, N.S.W., coll. E. F. Constable, 21-1-1964, dét. E. F. Constable, plantules AC 831.

31. *A. graffiana** F.V.M.

— Australie, coll. Forests Department, Perth, W.A., graines n° 1 641, plantules AC 944.
— France, coll. Ets. Versepuy, Le Puy, graines n° 4 867, réf. gousses, plantules AC 943.

32. *A. iteaphylla** F.V.M.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 167.

33. *A. ligulata* Cunn. (= *A. salicina* Lindl. var. *wayae* Maiden)

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone N.S.W., plantules AC 954.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 205.
— Tunisie, coll. I.N.R.A.T., Ariana, plantules AC 204.
— Italie, coll. Giardino Botanico e coloniale, Palerme, réf. Herb. AC 47, plantules AC 47.

34. *A. linifolia* (Vent.) Willd.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 199.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 848.

35. *A. microbotrya** Benth.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 851.
— Australie, coll. Forests Department, Perth, W.A., plantules AC 852.

36. *A. myrtifolia* (Sm.) Willd.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 265, AC 955.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 266.

37. *A. notabilis* F.V.M.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 174, AC 856.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 173, AC 855.

38. *A. podalyriaefolia* Cunn.

— Australie, coll. Botanic Gardens, Brisbane, Queensland, plantules AC 64.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 1003.

— Italie, coll. Giardino Botanico Hanbury, La Mortola, Ventimiglia, plantules AC 65, AC 233.

— Inde, coll. F. Blasco, 1-1-1967, réf. Herb. OOsh 6, dét. F. Blasco, plantules AC 1004.

— Maroc, Oued Cherrate, coll. Station de Recherches Forestières, Rabat, plantules AC 75.

39. *A. pycnantha* Benth.

— Portugal, coll. Jardin Botánico da Faculdade de Ciencias da Universidade, Coimbra, plantules AC 69, AC 228.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 70.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 229.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 285.

— Australie, coll. South Australian Woodland Forests Department, Adelaïde, S.A., plantules AC 289.

40. *A. retinodes* Schlecht.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 214.

— France, coll. Jardin Thuret, Antibes, plantules AC 213.

— Allemagne, coll. Botanischer Garten, Münich, plantules AC 212.

— Tunisie, coll. I.N.R.A.T., Ariana, plantules AC 215.

— Autriche, coll. Botanischer Garten der Universität, Wien, plantules AC 218.

— Italie, coll. Giardino Botanico Hanbury, La Mortola, Ventimiglia, plantules AC 217.

41. *A. rubida* Cunn.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 220, AC 869, AC 1006.

— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., plantules AC 870, AC 1005.

42. *A. saligna** (Labill.) Wendl.

— Maroc, Oued Cherrate, coll. Station de Recherches Forestières, Rabat, graines n° 56 106, réf. gousses, plantules AC 274.

— Malte, coll. University Botanic Garden, Argotti, réf. Herb. AC 122, plantules AC 122.

— Portugal, coll. Jardin Botánico da Faculdade de Ciencias da Universidade, Coimbra, plantules AC 118.

— Grèce, coll. Botanical Garden of the University, Athènes, plantules AC 119.

— Espagne, Servicio Municipal de Parques y Jardines, Barcelone, plantules AC 121.

43. *A. suaveolens* (Sm.) Willd.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 881.

— U.S.A., coll. Herbst Brothers Seedsmen, New York, graines n° 8 044, plantules AC 882.

44. *A. vestita* KER.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 114.
— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 283.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, plantules AC 895.
— U.S.A., coll. Los Angeles State and County Arboretum, Arcadia, plantules AC 113.

45. *A. wattsiana** F.V.M. ex BENTH.

— Australie, coll. Forest Department, Adelaïde, S.A., plantules AC 290.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 270.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 271.
— France, coll. Ets. VERSEPUY, Le Puy, graines n° 4 877, plantules AC 988.

Sous-série VII : PLURINERVES.

Armatae.

46. *A. urophylla* BENTH.

— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 894.

Triangulares.

47. *A. amblygona* CUNN.
— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 805, AC 912.

Oligoneurae.

48. *A. subporosa** F.V.M.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 883.
— U.S.A., coll. Los Angeles State and County Arboretum, Arcadia, Californie, plantules AC 884.

(10. *A. elongata* SIEB. ex D. C., déjà cité).

Microneurae.

49. *A. stenophylla* CUNN.

— Australie, coll. G. W. ALTHOFER, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 878.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 879.

(52. *A. farinosa** LINDL., cité ci-dessous)

Nervosae.

50. *A. confusa* MERR.

— Formose, coll. Taïwan Forest Research Institute, Taipei, 8-1966, réf. Herb. sans n°, plantules AC 814.
— Chine, coll. Institute Botanici Austrosinensis, Canton, plantules AC 816.
— U.S.A., coll. HERBST Brothers, New York, graines n° 6 584, plantules AC 815.

51. *A. cyclopis* Cunn.

— Australie, coll. Forests Department, Perth. W.A., graines n° 1 107, réf. Herb. AC 901, plantules AC 901.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 130.
— Tunisie, coll. I.N.R.A.T., Ariana, réf. Herb. AC 127, plantules AC 127.
— Algérie, coll. Jardin du Hamma, Alger, plantules AC 128.
— Maroc, Oued Cherrate, coll. Station de Recherches Forestières, Rabat, plantules AC 273.

52. *A. farinosa** Lindl.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 833, AC 941.

53. *A. heterophylla** (Lam.) Willd

— La Réunion, St. Leu, Hauts de la Chaloupe, coll. P. Rivals, 10-1943, réf. Herb. sans n°, dét. P. Rivals, plantules AC 166, AC 837, AC 946.
— La Réunion, coll. Eaux et Forêts, 1962, plantules AC 74.

54. *A. implexa* Benth.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., graines n° 36, plantules AC 169, AC 842.
— Australie coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 841.
— Australie, coll. Botanic Gardens, Canberra, A.C.T., plantules AC 170.

55. *A. koa** Gray

— Hawaii, Hawaii National Park, coll. C. D. Whitesell, 8-8-1963, graines n° U.S.F.S. (H.) 57 et U.S.F.S. (H.) 58, dét. C. D. Whitesell, plantules AC 845, AC 846.
— Hawaii, Waiakeia Forest Reserve, alt. 549 m., coll. C. D. Whitesell, 8-8-1963, graines n° U.S.F.S. (H.) 59, dét. C. D. Whitesell, plantules AC 847.

56. *A. melanoxylon* R. Br.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 260.
— Australie, coll. South Australian Woodland Forest Department, Adelaïde, S.A., plantules AC 293.
— Tasmanie, coll. Forestry Commission of Tasmania, Hobart, plantules AC 294.
— U.R.S.S., coll. Batumi Subtropical Botanical Garden, Batumi, plantules AC 261.

Sous-série VIII : Juliflorae.

Rigidulae.

57. *A. craspedocarpa** F.V.M.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., réf. gousses, plantules AC 926.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, graines CPIW 572 et CPIW 525, plantules AC 927, AC 928.
— Australie, coll. Forests Department, Perth, W.A., graines n° 1 343, plantules AC 929.
—Australie, Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 930.

Tetramerae.

58. *A. longifolia* (Andr.) Willd.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 188.
— Portugal, coll. Jardin Botánico da Universidade, Coimbra, plantules AC 190.

Stenophyllae.

59. *A. brachystachya** Benth.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 810.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 809, AC 306.

60. *A. coolgardiensis** Maiden
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines CPIW 135, plantules AC 817.

61. *A. gracilifolia** Maiden
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., réf. Herb., plantules AC 836.

62. *A. grasbyi** Maiden
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines n° CPIW 363, plantules AC 945.

Falcatae.

63. *A. acuminata** Benth.
— Australie, coll. Forests Department, Perth, W.A., graines n° 325, plantules AC 801.
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 802.

64. *A. doratoxylon* Cunn.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 824, AC 152.
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 823, AC 934.

65. *A. kempeana** F.V.M.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., plantules AC 948.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 949.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 950.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CRITÈRES UTILISÉS

Nous renvoyons, pour ces généralités, aux remarques faites à l'occasion de l'étude des Acacias africains. Précisons cependant que l'aspect des plantules obtenues par nos soins est très analogue à celui des plantules décrites et photographiées par Cambage. Le

milieu dans lequel se sont effectuées les cultures ne semble donc pas avoir une influence fondamentale sur la morphologie de la plantule. Nous utilisons néanmoins avec prudence certaines données quantitatives absolues (longueurs des hypocotyles et épicotyles notamment).

MORPHOLOGIE DES PLANTULES

I. TYPE DE GERMINATION

Suivant la terminologie de Duke [1965], toutes les espèces observées ont une germination de type *phanérocotylaire* (voir p. 9 *in* « Acacias africains », 1969). Les cotylédons, après s'être dégagés des téguments de la graine, s'épanouissent au-dessus du sol (germination épigée) après allongement et redressement de l'hypocotyle (voir figures 3a, 3b, 3c, p. 8 *in* « Acacias africains », 1969).

II. PLANTULES AUX STADES COTYLÉDONAIRE ET FEUILLÉ

Les plantules sont observées lorsque le phénomène de nutation est achevé (redressement de la plantule). Les cotylédons ont alors terminé leur développement.

A. COLLET

Aucune indication n'est fournie par les auteurs au sujet du collet.

Le collet se manifeste généralement par une boursouflure ou une crête annulaires, souvent très prononcées (*fig.* 1, 10b) ; il peut être cependant plus discret et marqué par un léger épaississement (*fig.* 2 et 3). Le collet s'estompe plus ou moins rapidement lors de la croissance de la plantule feuillée.

B. HYPOCOTYLE

Toutes les plantules observées présentent un hypocotyle bien développé. Celles-ci ont en effet, nous l'avons vu, une germination épigée. Les valeurs extrêmes de longueur des hypocotyles sont reportées dans le tableau I. On retiendra que la longueur des hypocotyles pour l'ensemble des espèces étudiées varie de 0,2 à 4,8 cm. Dans la plupart des espèces, l'hypocotyle acquiert rapidement une couleur rose à rouge violacé qui peut persister quelque temps sur la plantule feuillée. Parfois cette coloration ne se manifeste que sur quelques plantules dans un même lot ou se cantonne sur une partie de l'hypocotyle. Elle n'est pas apparue sur les plantules des

A. armata, diptera, glandulicarpa, gracilifolia, grasbyi, kempeana, oxycedrus, retinodes, rotundifolia, stricta et *verticillata.*

Ces observations rejoignent globalement celles de CAMBAGE.

C. COTYLEDONS

CAMBAGE a fourni quelques indications sur la forme générale, la couleur, les dimensions des cotylédons. Dans les généralités de 1915, il apporte de brèves précisions sur leur durée.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

1. Situation respective, passage hypocotyle-épicotyle.

Les cotylédons sont opposés et plus ou moins nettement engainants. La limite entre épicotyle et hypocotyle est ainsi généralement marquée par une crête ou un léger relief annulaire (*fig.* 4, 5, 9). Cette saillie est d'autant plus nette que l'épicotyle est très souvent moins épais que l'hypocotyle. Toutefois, lorsque l'épicotyle est plus renflé ou au moins aussi épais que l'hypocotyle, la limite épicotyle-hypocotyle est marquée par un fin sillon reliant les cicatrices des cotylédons. Cet aspect a été noté chez quelques espèces présentant 2 premières feuilles pennées opposées : *A. amblygona, continua, diptera* (*fig.* 6), *extensa, grasbyi, ligulata, myrtifolia, saligna, spinescens* (*fig.* 7), *strongylophylla,* et *urophylla.*

2. Couleur, consistance.

Dans les 2/3 des espèces observées, les cotylédons sont plus ou moins nettement rose à rouge violacé à la face inférieure dès leur dégagement de la coque de la graine.

Les cotylédons demeurent rarement charnus au-delà de la 1re ou de la 2e feuille sauf chez certaines espèces où leur disparition est tardive (voir plus loin) comme chez les *A. glandulicarpa* et *tetragonophylla* notamment.

3. Dimensions, forme, pétiole cotylédonaire.

Dans le tableau I sont reportées les valeurs extrêmes de longueur (Lc2)[4] largeur (lc) et épaisseur (Ec) du limbe cotylédonaire ainsi que les valeurs moyennes de longueur (Lc2 m) et largeur (lc m) de celui-ci. Ces dernières valeurs sont approchées mais très suffisantes pour les comparaisons entre espèces.

Les dimensions du limbe cotylédonaire sont très variables. La majeure partie des espèces présente un limbe de longueur moyenne

4. Voir fig. 12a et 12b *in* « Acacias africains », 1969.

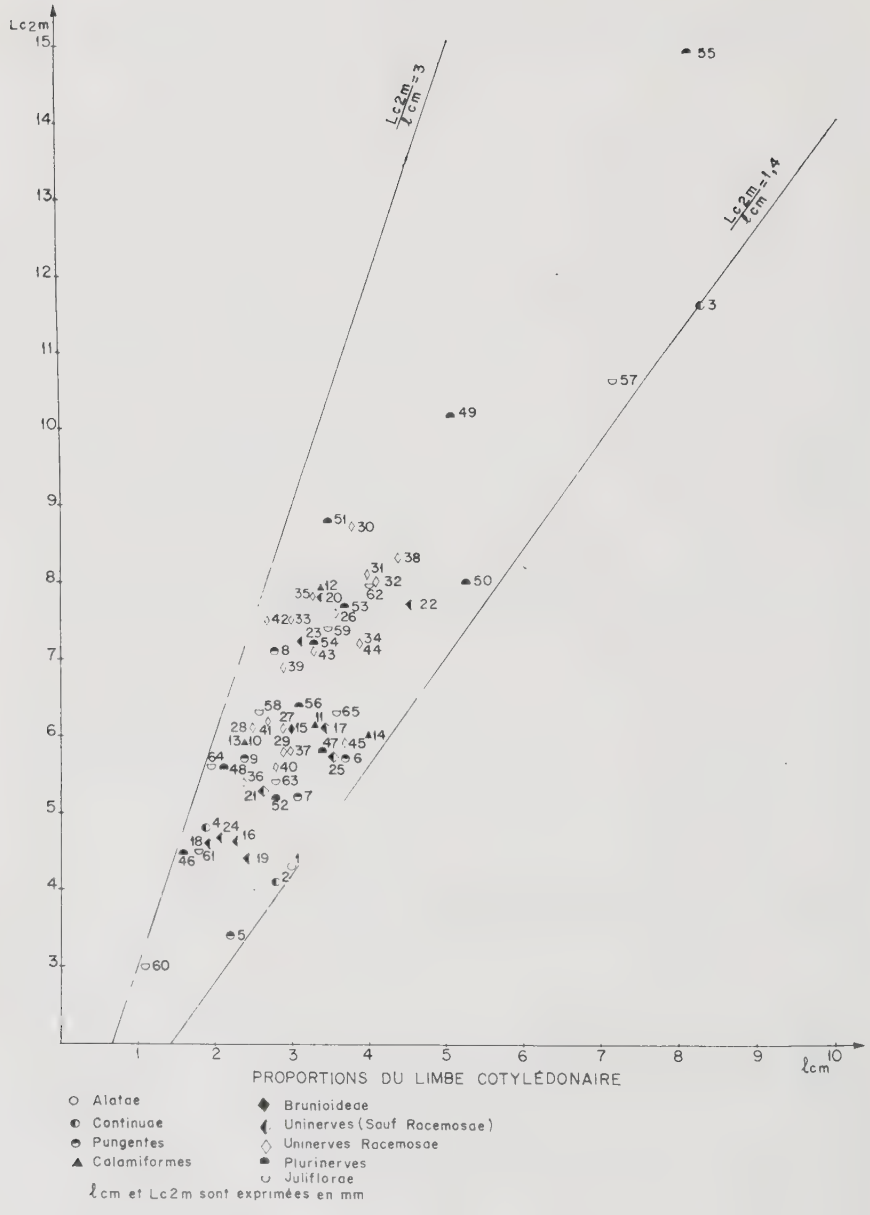
NOM DES ESPECES	L. hypocotyle (mm)	Lc2 (mm)	lc (mm)	Ec (mm)	Lc2/lc	lc2m	lcm	Lc2m/lcm	L. épicotyle (mm)
18. A. acinacea	8,5-16,5	3,5-5,7	1,6-2,4	0,2-0,3	2,0-2,7	4,6	1,9	2,3	# 0
63. A. acuminata	13,0-26,0	4,2-6,7	2,2-3,4	0,5-0,7	1,6-2,4	5,4	2,8	1,9	# 0-1
47. A. amblygona	9,0-32,0	5,5-6,1	(3,0)3,2-3,5	0,5-0,6	1,6-1,8	5,8	3,4	1,7	# 0-0,3
16. A. armata	(5,0) 8,0-26,0	3,6-6,5	1,7-2,7(3,4)	0,3-0,4	1,7-2,5	4,7	2,3	2,0	0-#0
26. A. brachybotrya	6,0-33,0(40,0)	6,7-8,5	2,8-4,5	0,2-0,3	1,8-2,6	7,6	3,6	2,1	# 0-0,8(1,5)
59. A. brachystachya	11,0-25,0	6,2-8,0	2,8-4,0	0,4-1,0	1,9-2,5	7,4	3,5	2,1	0
27. A. buxifolia	11,0-34,0	5,1-7,0	2,6-3,2	0,3-1,0	(1,6)1,8-2,4	6,1	2,9	2,2	# 0-0,6
12. A. calamifolia	6,5-21,0	6,8-8,4	3,0-4,0	0,4-1,1	1,8-2,7	7,9	3,4	2,3	# 0-0,5
15. A. conferta	7,5-25,0	4,6-7,7	2,1-3,7	0,4-1,1	1,8-2,3	6,1	3,0	2,1	# 0-0,5
50. A. confusa	16,0-40,0	7,0-9,0	4,5-5,7	0,7-1,0	1,3-1,7	8,0	5,3	1,5	0
2. A. continua	4,0-24,0	3,6-4,8	2,1-3,6	0,4-0,7	1,3-1,6(2,0)	4,1	2,8	1,5	# 0-1,0
60. A. coolgardiensis	8,0-13,0	2,5-3,8	0,9-1,2	0,2-0,4	2,5-3,5	3,0	1,1	2,8	0-0,2
57. A. craspedocarpa	15,0-30,0	9,6-12,0	6,0-8,0	0,4-1,0	1,3-1,7	10,6	7,2	1,5	0
28. A. cultriformis	20,0-45,0	5,3-6,8	2,0-3,0	0,3-0,6	2,0-3,1	6,1	2,5	2,5	0-0,4
51. A. cyclopis	10,0-48,0	7,0-12,0	3,1-4,0	0,5-0,7	1,9-3,1	8,8	3,5	2,5	# 0-1(2,5)
29. A. decora	6,0-24,0	5,1-6,7	2,4-3,3	0,2-0,6	1,8-2,3	5,8	2,9	2,0	# 0(0,4)
1. A. diptera *	4,0-15,0	4,2-4,4	2,8-3,2	0,8-1,0	1,35-1,5	4,3	3,0	1,4	# 0(0,1)
23. A. dodonaeifolia	8,0-23,0	6,8-8,3	(2,9)3,2-3,5	0,4-0,9	2,0-2,4	7,2	3,3	2,2	0(0,7)
64. A. doratoxylon	5,0-26,0	4,4-6,5	1,5-2,3	0,3-0,8	2,1-3,3	5,6	2,0	2,8	0,2-0,5
10. A. elongata	11,0-40,0	4,8-7,1	2,2-2,8	0,3-0,6	2,0-2,8	5,9	2,4	2,4	0,5-1,0
13. A. extensa	7,0-26,0	5,0-6,6	2,2-2,7	0,3-0,9	2,1-2,8	5,9	2,4	2,5	0,4-0,6
40. A. falciformis	10,0-14,0	7,7-10,2	3,0-4,8	0,7-1,2	2,1-2,6	8,7	3,8	2,3	0,3-0,5
52. A. farinosa	5,0-15,0	4,4-5,6	2,4-3,0	0,5-0,8	1,7-2,0	5,2	2,8	1,9	# 0-0,8
19. A. glandulicarpa	4,5-21,0	3,8-4,9	2,0-2,8	0,4-0,5	1,7-1,9	4,4	2,5	1,8	0,2-0,6
61. A. gracilifolia	7,0-20,0	4,3-4,7	1,7-1,9	0,3	2,4-2,6	4,5	1,8	2,5	# 0-0,2
31. A. graffiana	8,0-21,0	6,8-10,4	3,3-5,3	0,3-1,0	1,7-2,5	8,1	4,0	2,0	0,3-1,0
62. A. grasbyi *	22,0-38,0	8,0	4,1	0,5	2,0	8,0	4,1	2,0	# 0-0,8
53. A. heterophylla	7,0-30,0	6,4-9,4	3,3-4,0	0,4-1,2	1,8-2,4	7,7	3,7	2,1	0,2-2,0
20. A. hispidula	8,0-18,0	7,6-8,0	2,8-4,1	0,3	2,0-2,8	7,8	3,4	2,4	0,1-0,2
54. A. implexa	11,0-34,0	6,0-7,6(9,2)	2,6-4,0	0,3-1,3	1,8-2,6	7,2	3,3	2,2	0,4-1,5
32. A. iteaphylla	6,0-14,0	7,5-8,4	3,8-4,4	0,4-1,2	1,8-2,0	8,0	4,1	1,9	0,4-0,5
65. A. kempeana	11,0-45,0	5,7-7,0	(2,9)3,6-4,0	0,2-0,8	1,5-2,0	6,3	3,6	1,7	# 0-1,0
55. A. koa	13,0-42,0	12,3-17,0	(6,8)7,9-8,7	0,9-1,8	(1,5)1,8-1,9	14,9	8,1	1,8	(0,6)3,0-6,5
33. A. ligulata	7,0-16,0	7,0-8,0	2,0-3,6	0,3-1,3	2,0-3,5	7,5	3,0	2,6	0,4-1,0

NOM DES ESPECES	L. hypocotyle (mm)	Lc2 (mm)	lc (mm)	Ec (mm)	Lc2/lc	lc2m	lcm	Lc2m/lcm	L. épicotyle (mm)
34. A. linifolia	7,0-25,0	6,5-8,4	3,7-4,2	0,3-1,4	1,6-2,1	7,2	3,9	1,8	0,3-0,8
58. A. longifolia	9,0-25,0	5,5-7,2	2,2-3,0	0,4-0,8	2,0-3,0	6,3	2,6	2,5	0,2-0,8
56. A. melanoxylon	4,0-17,0	5,5-8,0	2,3-3,8	0,5-1,0	1,6-2,5(3,1)	6,4	3,1	2,1	0,6-2,5
35. A. microbotrya	4,0-10,0	6,4-9,6	(2,5)3,0-3,4(5,5)	0,4-1,2	(1,7)2,0-2,9	7,8	3,3	2,4	# 0-1,0
36. A. myrtifolia	7,0-25,0	4,5-6,0	1,8-2,6	0,5-1,0	1,9-3,0	5,4	2,4	2,4	0,1-1,2
37. A. notabilis	7,0-22,0	5,0-7,0	2,6-3,5	0,4-1,4	1,7-2,1(2,3)	5,8	3,0	1,9	# 0-0,8
8. A. oxycedrus	5,5-29,0	(6,0)6,7-7,8	2,4-3,5	0,3-0,8	2,0-3,1	7,1	2,8	2,6	# 0-0,6(1,8)
3. A. peuce *	17,0	11,5-11,7	7,2-9,5	0,4-0,8	1,2-1,6	11,6	8,3	1,4	# 0,5
38. A. podalyriaefolia	5,0-22,0	7,5-9,3	4,1-4,8	0,6-1,4	1,7-2,1	8,3	4,4	1,9	0,3-0,6(2,0)
39. A. pycnantha	4,5-22,0(30)	5,0-8,5	2,4-3,2	0,3-0,8	2,1-3,0	6,9	2,9	2,4	0-#0
40. A. retinodes	7,0-17,0	4,8-6,3	2,3-3,3	0,3-0,9	1,8-2,2	5,6	2,8	2,0	# 0-2,0
21. A. rotundifolia	13,0-30,0	4,5-6,0	2,2-3,0	0,3-0,4	1,8-2,1(2,5)	5,3	2,6	2,0	0-1,0
14. A. rossei	10,0-30,0	4,8-6,8	(2,6)3,4-4,8	0,2-0,8	1,4-1,6(1,8)	6,0	4,0	1,5	# 0-1,0
41. A. rubida	7,5-42,0	5,3-6,7	2,3-3,2	0,3-0,8	2,0-2,8	6,2	2,7	2,4	0,2-1,0
42. A. saligna	4,0-18,0	6,9-8,0	1,9-3,3	0,4-0,7	2,3-3,6	7,5	2,7	2,8	# 0-0,5(1,0)
11. A. sowdeni	6,0-30,0	5,0-8,0	2,5-3,8	0,3-0,8(1,1)	1,5-2,3	6,1	3,3	1,9	# 0-0,3
5. A. spinescens	5,0-13,0	2,7-4,0	1,6-2,6	0,2-0,5	1,3-1,9	3,4	2,2	1,5	0,1-2,0
49. A. stenophylla	15,0-28,0	9,0-12,0	4,3-6,0	0,5-1,3	1,8-2,1	10,2	5,1	2,0	1,0-2,0
24. A. stricta	6,5-15,5	4,0-5,0	1,8-2,2	0,3-0,4	2,0-2,7	4,7	2,1	2,3	# 0-0,5
17. A. strongylophylla	5,0-12,0	5,5-6,5	3,0-3,5	0,4-0,8	1,7-2,0	6,1	3,3	1,9	0,3-0,4
43. A. suaveolens	5,0-35,0	5,8-8,5	2,8-4,0	0,3-0,8	1,9-2,4(2,7)	7,1	3,3	2,2	# 0(1,5)
48. A. subporosa	9,0-32,0	5,0-6,0	1,4-2,9	0,3-0,4(0,9)	2,4-3,0	5,6	2,1	2,7	# 0-0,4
6. A. tetragonophylla	6,0-40,0	4,5-8,0	2,8-5,4	0,3-1,0	1,2-1,9	5,7	3,7	1,5	# 0-0,4
4. A. triptera	5,0-24,0	4,6-5,0	1,7-2,2	0,3-0,4	2,1-2,9	4,8	1,9	2,5	0,2-1,2
7. A. ulicifolia	11,0-37,0	4,5-5,8	2,8-4,0	0,3-0,7	(1,4)1,6-1,7(2,0)	5,2	3,1	1,7	# 0-0,5
22. A. undulifolia	10,0-37,0	6,0-9,2	3,0-5,8	0,4-0,9	1,4-1,9(2,4)	7,7	4,6	1,7	# 0-2,2
46. A. urophylla	6,5-47,0	4,2-4,8	1,5-1,7	0,5-0,6	2,6-3,2	4,5	1,6	2,8	0,2-0,8
9. A. verticillata	2,0-16,0	4,0-7,0	1,6-3,0	0,3-0,8	2,1-3,0	5,7	2,4	2,4	# 0-0,2(1,3)
44. A. vestita	8,0-23,0	6,4-8,1	3,5-4,5	0,3-1,4	(1,4)1,7-2,1	7,2	3,9	1,8	# 0-0,2
25. A. victoriae	3,0-22,0	4,6-6,3	2,6-4,2	0,9-1,3	1,4-1,7	5,7	3,6	1,5	# 0-0,8
45. A. wattsiana	2,5-36,0	4,5-6,5	2,8-4,4	0,2-0,8	1,4-2,0	5,9	3,7	1,6	# 0(0,3)

TABLEAU I

Les espèces sont affectées du numéro déjà indiqué dans l'énumération du matériel étudié.

Pour les espèces marquées d'un astérisque, 1 à 2 mesures seulement ont pu être effectuées.


Lc2m
15
14
13
12
11
10
9
8
7
6
5
4
3
Lc2m/ℓcm = 3
Lc2m/ℓcm = 1,4
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
ℓcm
PROPORTIONS DU LIMBE COTYLÉDONAIRE
Alatae
Continuae
Pungentes
Calamiformes
Brunioideae
Uninerves (Sauf Racemosae)
Uninerves Racemosae
Plurinerves
Juliflorae
ℓcm et Lc2m sont exprimées en mm

comprise entre 4 et 9 mm, et de largeur moyenne comprise entre 1,5 et 5,5 mm (voir le diagramme p. (18)). Toutefois les *A. stenophylla* (49), *craspedocarpa* (57), *peuce* (3) (*fig.* 3) et *koa* (55) ont des cotylédons de plus grande dimension. Ainsi le cotylédon d'*A. koa* a une longueur moyenne de 14,9 mm et une largeur moyenne de 8,1 mm. A l'opposé les *A. coolgardiensis* (60) et *spinescens* (5) (*fig.* 2) ont de très petits cotylédons. Ainsi le cotylédon d'*A. coolgardiensis* a une longueur moyenne de 3,0 mm et une largeur moyenne de 1,1 mm. L'amplitude des variations des dimensions cotylédonaires moyennes peut donc être importante dans l'ensemble des *Phyllodineae*. Voici à titre indicatif certaines de ces amplitudes relevées dans quelques subdivisions :

sous-série des *Uninerves* (30 espèces) :
longueurs : 4,3 mm;
largeurs : 2,7 mm;
groupe des *Racemosae* (20 espèces) (subdivision de la sous-série précédente) :
longueurs : 3,3 mm;
largeurs : 2,0 mm;
sous-série des *Continuae* (3 espèces) :
longueurs : 7,5 mm;
largeurs : 6,4 mm;
sous-série des *Plurinerves* (11 espèces) :
longueurs : 10,4 mm;
largeurs : 6,5 mm;
sous-série des *Juliflorae* (9 espèces) :
longueurs : 7,6 mm;
largeurs : 6,1 mm.

Le diagramme de la page (18) associe les valeurs moyennes de longueur (Lc2m) et largeur (lcm). Il illustre bien, par l'éparpillement des points, cette amplitude des variations des dimensions moyennes dans l'ensemble des *Phyllodineae* et dans chaque sous-série.

Il met de plus en relief, par la nette dispersion des points en éventail, les variations de proportions du limbe cotylédonaire selon les espèces. Le rapport longueur moyenne du limbe/largeur moyenne du limbe varie de 1,4 à 3 (voir tableau I) : les points représentatifs des différentes espèces se situent entre les droites répondant aux relations $Lc2\,m = 1{,}4\ lcm$ et $Lc2\,m = 3\ lcm$. D'une façon générale, les limbes cotylédonaires sont globalement elliptiques, plus rarement ovales à obovales. Ils tendent vers le type « large » lorsque le rapport longueur moyenne/largeur moyenne est proche de 1,4 (*fig.* 3, 12), ou vers le type oblong lorsque le rapport longueur moyenne/largeur moyenne prend une valeur voisine de 3 (*fig.* 13,

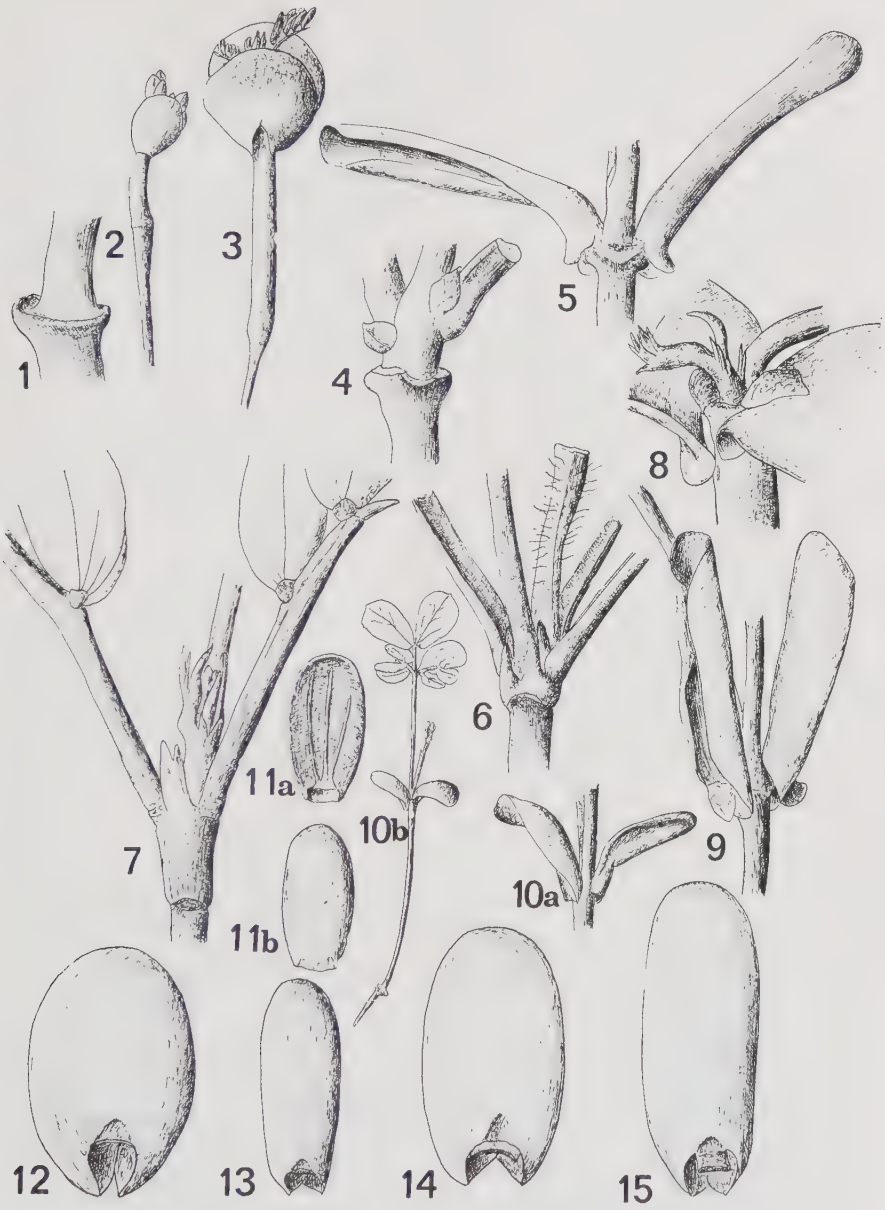
15). Ces 2 types cotylédonaires, ainsi que leurs intermédiaires, peuvent apparaître dans les différentes sous-séries de BENTHAM.

Le limbe cotylédonaire, dans la plupart des espèces, est échancré à la base : les 2 lobes ou auricules ainsi formés sont moins épais que le reste du limbe (*fig.* 3, 5, 9, 12 à 15).

Toutefois ces auricules sont absentes chez les *A. acinacea* (*fig.* 10a, 11ab), *amblygona* (*cliché* 2 *Pl.* (I)) *continua, ligulata* (*cliché* 3, *Pl.* (I)), *myrtifolia* (*cliché* 4, *Pl.* (I)), *oxycedrus, rotundifolia, spinescens* (*fig.* 2), *urophylla* et *victoriae*, mais la base du limbe demeure très peu épaisse. Signalons que chez ces espèces l'on observe quelquefois une fente très courte tendant à séparer en 2 auricules la zone amincie du limbe : c'est le cas chez les *A. ligulata, oxycedrus, victoriae*. Enfin, parmi les espèces à limbe cotylédonaire normalement auriculé, on peut observer des auricules courtes, chez les *A. longifolia* et *subporosa*.

Le pétiole cotylédonaire est, dans beaucoup d'espèces, nul à subnul (*fig.* 11, 12), (*cliché* 1-4, *Pl.* (I)). Toutefois des variations individuelles peuvent être observées. Ainsi les pétioles sont très courts à subnuls ou nuls chez les *A. acuminata, calamifolia, conferta* (*cliché* 5, *Pl.* (I)), *confusa, decora, dodonaeifolia, elongata* (*fig.* 22 a, b, c,), *farinosa, implexa, iteaphylla* (*fig.* 20), *kempeana, longifolia, microbotrya, notabilis, subporosa* (*fig.* 13, 21), *ulicifolia*. Quelques espèces peuvent être pourvues d'un pétiole moyen à long sans cependant que celui-ci dépasse la longueur des auricules. C'est le cas des *A. brachystachya* (*fig.* 14), (*cliché* 6, *Pl.* (I)), *craspedocarpa* (*fig.* 8), (*cliché* 7, *Pl.* (I)), *cyclopis* (*fig.* 15, 17), *doratoxylon, grasbyi* (*fig.* 16), *rossei* (*fig.* 18), *sowdeni, suaveolens, tetragonophylla* (*fig.* 19), *triptera*. Si, pour ces diverses espèces, on effectue le rapport longueur du limbe au niveau de la nervure médiane + longueur du pétiole/longueur du pétiole (rapport Lc1/lc. Voir à ce sujet la fig. 12 a *in* « Acacias africains », 1969), on constate que celui-ci oscille en moyenne entre 10 et 40. Il s'agit donc d'un pétiole de dimensions modestes. Une autre particularité de ce pétiole cotylédonaire réside dans sa largeur. Il semble bien que le pétiole soit d'autant plus large qu'il est plus court. En effet la cicatrice laissée par le cotylédon sur la plantule est très large lorsque le pétiole est court ou nul à subnul (*fig.* 4, 6, 7, 12 à 14). Les 2 cicatrices peuvent ainsi avoir leurs bords rapprochés latéralement (*fig.* 4, 6, 7).

Dans beaucoup de cas, la présence du pétiole cotylédonaire s'accompagne d'une boursouflure des tissus, à la face interne du limbe, sur une portion de celui-ci en contact immédiat avec le pétiole (*fig.* 8).



PLANTULES AUX STADES COTYLEDONAIRE ET FEUILLES PRIMORDIALES.

FIG. 1 : *A. armata*, collet (× 5). — FIG. 2 : *A. spinescens* (× 2,5). — FIG. 3 : *A. peuce* (× 1,5). — FIG. 4 : *A. pycnantha* (× 8). — FIG. 5 : *A. microbotrya* (× 5). — FIG. 6 : *A. diptera* (× 5). — FIG. 7 : *A. spinescens* (× 8). — FIG. 8 : *A. craspedocarpa* (× 5). — FIG. 9 : *A. brachybotrya* (× 5). — FIG. 10 : *A. acinacea*, a : épanouissement des cotylédons (× 12); b : stade 1re feuille (× 1,5). — FIG. 11 : *A. acinacea*, a : cotylédon, face inférieure; b : cotylédon, face supérieure (× 5). — FIG. 12 : *A. confusa* (× 5). — FIG. 13 : *A. subporosa* (× 5). — FIG. 14 : *A. brachystachya* (× 5). — FIG. 15 : *A. cyclopis* (× 5).

4. Structures cotylédonaires aberrantes.

Sur quelques plantules des *A. acinacea, brachystachya, craspedocarpa* et *ulicifolia* l'un des cotylédons peut se dédoubler. Les plantules ont ainsi 3 cotylédons. Cette subdivision n'est pas toujours complète.

Chez *A. ulicifolia*, nous avons observé une plantule portant 4 cotylédons groupés 2 à 2 et disposés dans 2 plans superposés. Il s'agit ici d'un dédoublement de la plantule à partir des cotylédons; il y a donc ainsi 2 tiges distinctes. Une structure assez voisine est apparue sur une plantule d'*A. craspedocarpa* portant 3 cotylédons dont 2 rapprochés et opposés au troisième. Ce dernier correspond en fait à l'association de 2 cotylédons (section semi-circulaire). Il y a ici également 2 tiges séparées.

Enfin, nous avons remarqué, sur une plantule d'*A. verticillata*, un cotylédon unique cordiforme, provenant de la soudure presque totale des 2 cotylédons.

5. Nervation[5].

L'étude de la nervation cotylédonaire a été facilitée par l'utilisation de la méthode d'éclaircissement et coloration de Fuchs [1963]. L'aspect général de celle-ci est essentiellement conditionné par l'importance plus ou moins grande du pétiole cotylédonaire. Nous considèrerons donc d'abord la nervation pétiolaire.

Dès la base, il y a dissociation de 4 cordons vasculaires (*fig.* 16, 17,18).

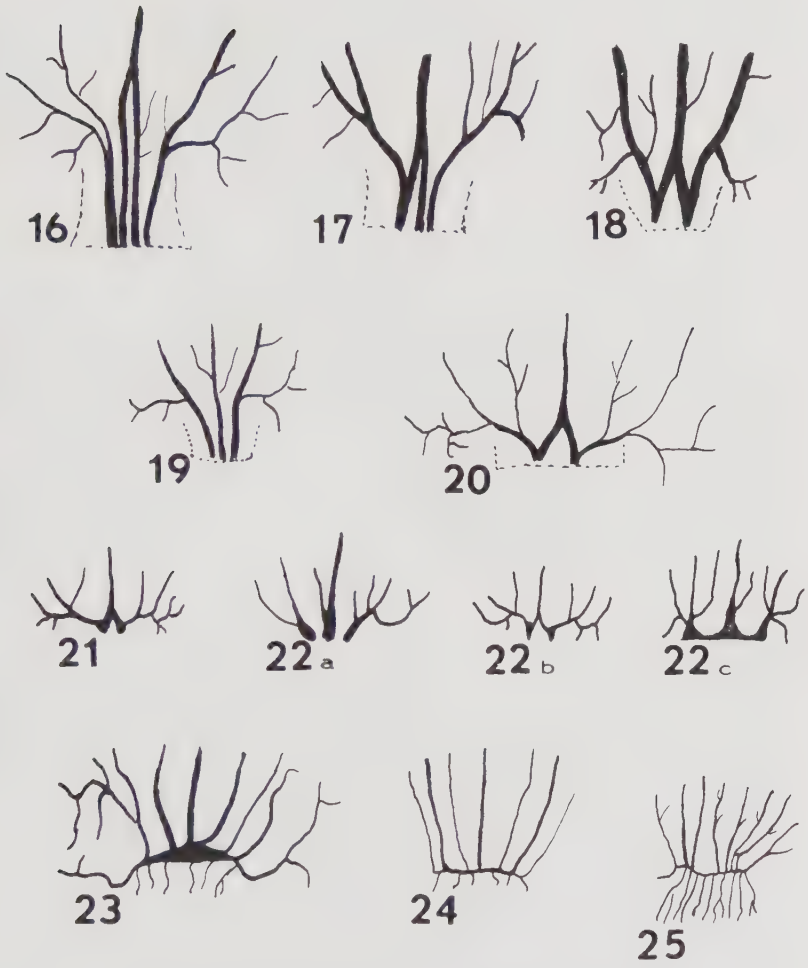
Les 2 fractions externes donnent naissance aux nervures latérales du limbe qui se ramifient en nervures secondaires.

Les 2 fractions internes se fusionnent pour constituer la nervure médiane du limbe. Elles sont parfois associées dès la base du pétiole (cf. *A. tetragonophylla, fig.* 19).

Si l'on suit les modifications de ce système vasculaire sur des pétioles de plus en plus courts, on constate que l'angle compris entre la nervure médiane (ou l'une de ses 2 fractions) et les nervures latérales, d'abord aigu (*fig.* 16, 17, 18, 19), s'ouvre peu à peu, devient ainsi obtus (*fig.* 20, 22 a, b), puis, à la limite, avoisine 90° (*fig.* 21, 22 c, 23, 24, 25). Ainsi, lorsque le pétiole est nul, les tronçons antérieurs principaux des 2 nervures latérales sont horizontaux tandis qu'une grande partie de leurs nervures secondaires sont alors redressées et plus ou moins parallèles à la nervure médiane. Cette disposition des nervures est d'autant plus nette que les cotylédons ont une forme plus oblongue.

---

5. Nous remercions M^me^ A. Barbaste qui s'est chargée, avec beaucoup de compétence, de réaliser les éclaircissements et colorations des cotylédons.



NERVATION DE LA BASE DES COTYLEDONS (× 25).

FIG. 16 : *A. grasbyi.* — FIG. 17 : *A. cyclopis.* — FIG. 18 : *A. rossei.* — FIG. 19 : *A. tetragonophylla.* — FIG. 20 : *A. iteaphylla.* — FIG. 21 : *A. subporosa.* — FIG. 22 a, b, c, : *A. elongata.* — FIG. 23 : *A. strongylophylla.* — FIG. 24 : *A. urophylla.* — FIG. 25 : *A. spinescens.*

Nota : Les pointillés figurent la limite du pétiole cotylédonaire.

Ainsi, la base du limbe cotylédonaire a une nervation flabellée lorsque le cotylédon est pétiolé et une nervation parallèle lorsque le cotylédon est sessile (*clichés* 1-7, *Pl.* (I)).

Tous les intermédiaires entre ces deux types de nervation existent parmi les espèces étudiées. On peut également les observer à la faveur de variations individuelles portant sur la longueur du pétiole cotylédonaire. Ainsi, par exemple, *A. elongata* peut avoir un pétiole très court, subnul ou nul (*fig.* 22 a, b, c) et par contrecoup une nervation flabellée ou parallèle dans la partie basale du limbe.

6. Durée des cotylédons et épanouissement.

Les cotylédons persistent de façon très variable. Voici, dans l'ordre de durée croissante le classement des espèces observées :

— cotylédons persistant, au plus tard, jusqu'au stade 2e feuille :

A. amblygona, continua, diptera, extensa, myrtifolia, podalyriaefolia, saligna, spinescens, strongylophylla, urophylla et *victoriae;*

— cotylédons persistant au plus tard jusqu'aux stades 3e à 4e feuille :

A. brachybotrya, buxifolia, conferta, confusa, cultriformis, cyclopis, decora, doratoxylon, elongata, falciformis, gracilifolia, grasbyi, heterophylla, hispidula, implexa, kempeana, koa, ligulata, linifolia, microbotrya, notabilis, rubida, sowdeni, stenophylla, undulifolia, wattsiana;

— cotylédons persistant au plus tard jusqu'aux stades 8e à 9e feuille :

A. acinacea, acuminata, brachystachya, coolgardiensis, craspedocarpa, dodonaeifolia, graffiana, iteaphylla, longifolia, melanoxylon, peuce, pycnantha, retinodes, rotundifolia, stricta, subporosa, triptera, vestita;

— cotylédons persistant au plus tard jusqu'aux stades 15e à 16e feuille :

A. farinosa, suaveolens;

— cotylédons pouvant persister longuement sur la plantule (souvent au-delà du stade 30e feuille) :

A. armata, calamifolia, glandulicarpa, oxycedrus, rossei, tetragonophylla, ulicifolia, verticillata.

Les possibilités d'épanouissement des cotylédons sont pour une large part influencées par la durée de ceux-ci.

Ainsi, quand les cotylédons disparaissent au stade 2e feuille ils n'ont, en somme, pas le temps de s'épanouir et demeurent généralement dressés (*fig.* 2). Lorsqu'ils persistent plus longtemps sur la plantule, ils s'épanouissent plus ou moins complètement (*fig.* 5, 8, 10 a, b) suivant le cas, certains ne s'ouvrant qu'à 45° environ ou demeurant dressés (*fig.* 9). L'épanouissement est favorisé par la présence d'un pétiole. Lorsque celui-ci manque ou est pratiquement

nul, une partie du limbe cotylédonaire peut néanmoins subir une flexion (*fig.* 10 a).

Le flétrissement des cotylédons, qui est d'autant plus précoce que ceux-ci persistent peu sur la plantule, peut se traduire de 2 manières différentes. Le plus souvent les bords du cotylédon s'enroulent vers la face abaxiale, d'où un aspect caractéristique en gouttière (*fig.* 5, 9). Mais il y a parfois reploiement de l'apex vers la face abaxiale (*fig.* 10 b).

Remarques sur les observations de Cambage.

Cambage ne donne aucune indication précise sur l'insertion, les proportions du limbe et la nervation des cotylédons (si ce n'est sur le nombre total de nervures).

A l'occasion de chaque monographie d'espèce, il note « *cotylédons sagittés* » ou « *auriculés* » mais ne justifie sa description d'aucun dessin explicatif. Il indique que *A. oxycedrus* n'est pas auriculé ce qui corrobore nos propres observations. Mais, pour les autres espèces où nous n'observons pas d'auricules, Cambage voit des cotylédons auriculés (*A. acinacea, amblygona, victoriae*), légèrement auriculés (*A. continua*), sagittés (*A. myrtifolia*) et oblongs (*A. ligulata, rotundifolia, urophylla*).

Dans ses préliminaires de 1915, il signale la présence possible d'un pétiole cotylédonaire (« ... *a few species are distinctly petiolate* »). Pense-t-il aux espèces d'Acacias *Gummiferae* australiennes qu'il décrit dans sa série d'articles? C'est probable car, pour chaque espèce de *Phyllodineae* décrite, il indique « *cotylédon sessile* ». Nous considérons donc comme un fait nouveau la présence possible d'un pétiole cotylédonaire chez les Acacias à phyllodes.

Quant au problème de la durée des cotylédons, Cambage est peu explicite. Pour lui, les cotylédons qui conservent la position verticale tombent en 8 ou 10 jours en été, plus tardivement en hiver. Cette indication est peu utilisable. Il est préférable d'indiquer à quel stade foliaire disparaissent les cotylédons. Cambage n'est guère plus explicite lorsqu'il déclare que les *A. armata, juniperina* (= *ulicifolia*), *suaveolens,* peuvent conserver leurs cotylédons au-delà du stade d'apparition des phyllodes.

L'existence possible de 3-4 cotylédons chez *A. ulicifolia* (= *juniperina*), de même que la possibilité de dédoublement de la tige dans ce cas, déjà notées par Cambage [1915] et Andrews (cité par Cambage), trouvent une nouvelle confirmation dans nos travaux.

D. EPICOTYLE

Il ressort du tableau I que l'épicotyle est le plus souvent très court, voire même subnul à nul. Dans un grand nombre d'espèces l'épicotyle ne dépasse pas 1 mm. Il atteint ses plus grandes dimensions chez les *A. heterophylla, koa* et *melanoxylon*. Le plus long épicotyle a été observé chez *A. koa* (6,5 mm maximum).

Notons que Cambage ne fait pas mention de l'épicotyle dans ses descriptions.

E. STIPULES

Cambage n'a pas abordé une étude détaillée des stipules. Ses indications sont imprécises (stipules petites, ... stipules réduites à des écailles...). Dans quelques cas il donne leur longueur (moyenne?); parfois il néglige de les mentionner.

Observations personnelles.

1 Généralités.

Nous n'avons pas toujours disposé du matériel suffisant pour suivre complètement les variations de taille et de nervation des stipules jusqu'à la plante âgée. Malgré cela, les résultats exposés ici, même s'ils doivent être encore précisés, constituent une contribution totalement nouvelle à l'étude morphologique des Acacias australiens.

L'observation de la nervation a été facilitée par l'utilisation d'un « éclaircissant », en l'occurrence un mélange à parts égales d'acide lactique et d'acide chlorhydrique (méthode rapide de J. M. Gastaud). La nervation a été observée au niveau des 1re, 2e, 4e, 6e, 8e, 12e feuilles puis, dans la mesure du possible, plus tardivement au niveau des feuilles appartenant à la plante âgée (au-delà de la 20e feuille).

La stipule renferme une nervure principale accompagnée ou non de nervures accessoires, généralement plus courtes, plus ou moins parallèles ou légèrement divergentes à partir de la base. On peut reconnaître aussi parfois une nervation secondaire pennée. Elle apparaît ainsi nettement chez *A. rossei* (stipules des niveaux 1re à 6e feuille environ) et chez *A. diptera* (stipules postérieures au stade 6e feuille). Ces nervures secondaires sont fines, denses et anastomosées chez *A. rossei*, épaisses et rares chez *A. diptera*.

Le tableau II rassemble toutes les observations relatives aux variations du nombre des nervures principales pour les différentes espèces étudiées.

Précisions concernant ce tableau. — Pour faciliter la lecture, les espèces sont classées par ordre alphabétique. Les chiffres indiqués

en italique correspondent au nombre (supposé vraisemblable mais non observé) de nervures.

La longueur des stipules des espèces non épineuses étudiées varie de 0,3 mm à 3 mm. La longueur des stipules des espèces épineuses varie de 1 mm à 10 mm.

2. Principaux types de stipules.

Les stipules des feuilles primordiales ont toujours un limbe développé. Par la suite, 2 cas peuvent se présenter, suivant que ce limbe persiste ou non dans sa totalité jusqu'à l'adulte.
Nous analyserons successivement ces 2 possibilités[6].

a) **Les stipules perdent peu à peu la plus grande partie ou la totalité de leur limbe** (*fig.* 26 a-e, 62 et 64). Il ne reste alors que la seule nervure principale.

Deux cas peuvent se présenter :

— La nervure principale devient peu à peu rigide, au fur et à mesure que le limbe disparaît; la stipule est alors spinescente et se dispose horizontalement à subhorizontalement. C'est le cas dans les espèces *armata, oxycedrus, strongylophylla* (*fig.* 62), *urophylla* et *victoriae*. L'apparition de la spinescence se fait de la même façon chez les *Gummiferae*. Nous renvoyons donc aux illustrations des stipules des Acacias de ce groupe.

La spinescence commence à se manifester le plus souvent entre la 5^{e} et la 10^{e} feuille. Il n'apparaît généralement qu'une seule nervure. On observe cependant exceptionnellement, chez *A. urophylla*, 2 nervures accessoires plus courtes, parallèles à la nervure principale. Elles sont décelables vers le stade 8^{e} feuille avant l'apparition de la spinescence.

La taille des stipules épineuses tend à se stabiliser généralement après un léger accroissement de longueur au niveau des quelques premières feuilles de la jeune plantule.

— La nervure principale demeure souple. La stipule tend à devenir filiforme, et parfois très fragile. Elle est alors caduque. Ce cas a été observé chez les *A. amblygona, conferta, continua* (*fig.* 64), *rossei, triptera, ulicifolia* (*fig.* 26 a-e), *verticillata* (*fig.* 71). Seuls les *A. amblygona* et *ulicifolia* ont des stipules toujours uninervées. Dans les autres espèces, les stipules, le plus souvent uninervées au niveau 1re feuille ,acquièrent ensuite un nombre variable de nervures accessoires (jusqu'à 3 nervures au total, plus rarement 5). La

---

6. Nous n'avons pu situer les espèces *acuminata, farinosa, grasbyi* et *peuce* dans cette subdivision. Pour les 3 premières nous ne disposons que de données n'excédant pas le stade 12^{e} feuille. Un incident matériel nous a empêché d'observer les stipules d'*A. peuce* au-delà du stade 2^{e} feuille.

réapparition de la nervation unique se fait ensuite sur les stipules dont le limbe a pratiquement disparu. En général, la taille de la stipule croît au niveau des toutes premières feuilles, décroît ensuite et tend à se stabiliser. Notons que ces stipules peuvent, dans quelques cas, être légèrement rigides chez les *A. amblygona* et *continua*.

b) **Les stipules conservent leur limbe** (*fig.* 27, 28, 29, 30).

On peut classer les espèces en 3 groupes, qui ne sont pas nécessairement naturels mais clarifient la description.

Groupe 1.

La taille des stipules est substable ou croît plus ou moins nettement à partir du stade 1re feuille. C'est le cas chez les *A. heterophylla, koa, ligulata, myrtifolia* et *saligna* (*fig.* 27 a-h). Les stipules de ces espèces passent le plus souvent par un stade plurinervé. La stipule de l'adulte est généralement étroite lancéolée sauf chez *A. koa* où elle est subtriangulaire et à base large.

Groupe 2.

La taille des stipules diminue à partir des stades 1re et 2e feuilles chez les *A. confusa, craspedocarpa, decora, diptera* (*fig.* 66 a-e), *extensa* (*fig.* 28 a-d), *glandulicarpa* et *kempeana* ou demeure substable durant les premiers stades foliaires pour décroître ensuite chez *A. decora*. Dans les 2 cas la stipule acquiert peu à peu une longueur assez stable. Parallèlement sa forme s'est modifiée par l'élargissement proportionnel de la base (*fig.* 28 c-d). Ce dernier phénomène est plus net encore lorsque la stipule de l'adulte est plurinervée (*A. confusa*).

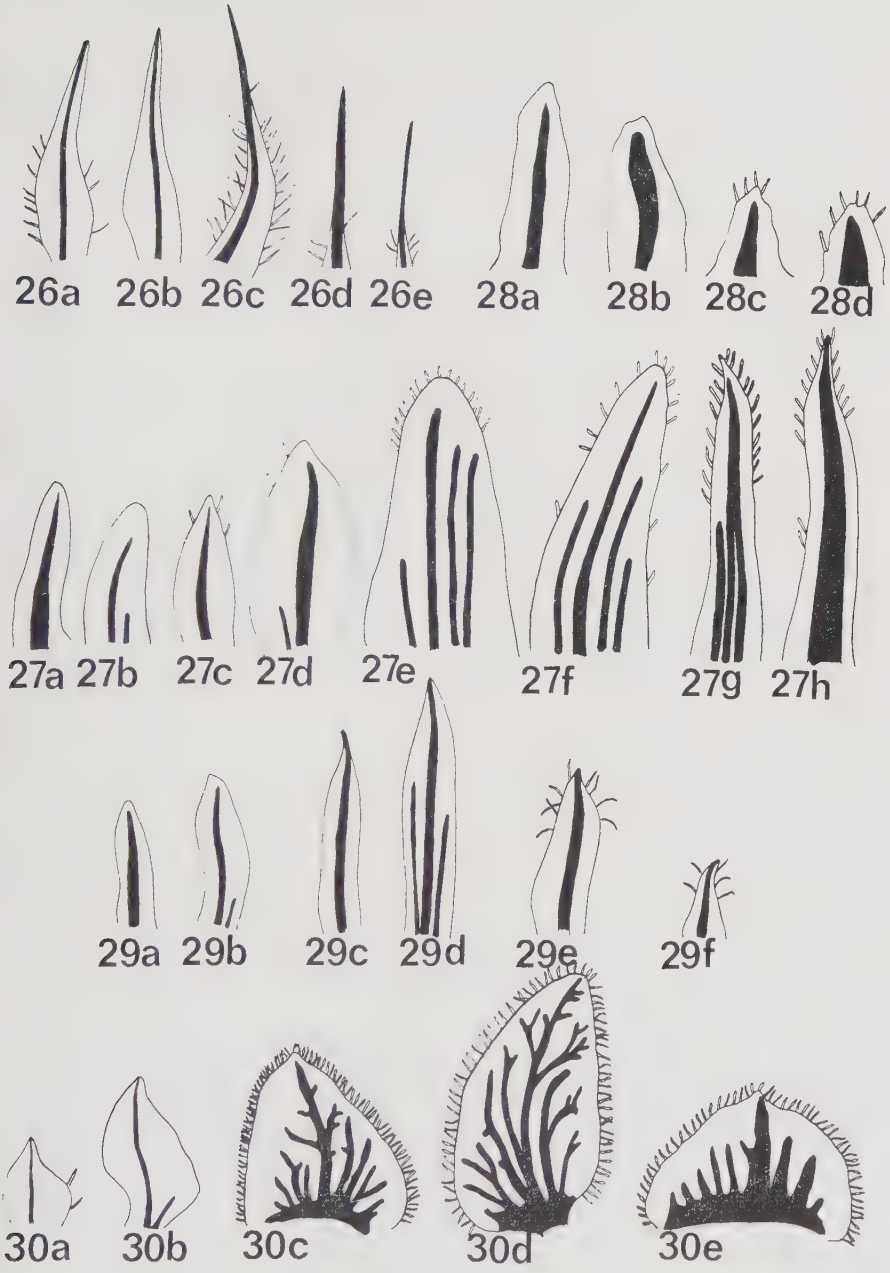
Notons que dans ce groupe seuls les *A. craspedocarpa* et *confusa* (ainsi que *glandulicarpa* dans quelques rares cas) peuvent avoir des stipules plurinervées.

Groupe 3.

La taille des stipules croît durant les premiers stades foliaires puis décroît peu à peu avant de se stabiliser (*fig.* 29, 30). Ce groupe rassemble toutes les espèces non citées précédemment. Celles-ci appartiennent à différentes subdivisions de Bentham.

Lorsque la stipule de la plantule âgée est plurinervée, elle acquiert une forme très élargie de la base. C'est le cas chez *A. doratoxylon, hispidula, microbotrya, pycnantha* (*fig.* 30 e).

Lorsque la stipule de la plantule âgée est uninervée elle peut avoir soit un aspect lancéolé, soit l'allure (généralement moins prononcée cependant) des stipules plurinervées à base très élargie.



Nervation stipulaire (× 20).

Fig. 26 : *A. ulicifolia,* a, b : niveaux 1re feuille; c : niveau 6e feuille; d : niveau 8e feuille; e : niveau 10e feuille. — Fig. 27 : *A. saligna,* a, b : niveaux 1re feuille; c, d : niveaux 4e feuille; e : niveau 6e feuille; f : niveau 11e feuille; g, h : niveaux feuilles de la plantule âgée. — Fig. 28 : *A. extensa,* a : niveau 1re feuille; b : niveau 4e feuille; c : niveau 6e feuille; d : niveau 11e feuille. — Fig. 29 : *A. sowdeni,* a, b : niveaux 1re feuille; c, d : niveaux 4e feuille; e : niveau 8e feuille; f : niveau feuille de la plantule âgée. — Fig. 30 : *A. pycnantha,* a, b : niveaux 1res feuilles; c : niveau 4e feuille; d : niveau 6e feuille; e : niveau feuille de la plantule âgée.

NOM DES ESPECES	NOMBRE DE NERVURES DES STIPULES							NOMBRES DE PAIRES DE PENNES ET DE PAIRES DE FOLIOLES												
	F 1	F 2	F 4	F 6	F 8	F 12	F pl. âgée	F 1 PENNEE	F2 PENNEE	F2 BIPENNEE		F3 BIPENNEE		F4 BIPENNEE		F5 BIPENNEE		Mode	N.	N.
								N.p.f.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	succ. fol.	max. p.P.	max. p.f.
A. acinacea	1	1	1	1(2)	1	1	1	(1)2(3)		1	2(3)	1	3	1	3(4)	1	3(4)	2	1	4
A. acuminata	1(2)	1(2)	3	1-3	1-3	1	1	2-3		1	2-3	1	(2)3-4	1	3-4(5)	1	4-5	2	1	5
A. amblygona	1	1	1	1	1	1	1	2	2			1	3-4	1	(2)3-4	1	3-4	1 B	1	5
A. armata	1	1	1	1	1	1	1	2-5		1	3-5	1	3-5	1	3-5	1	4-6	2	1	6
A. brachybotrya	1	1	2-3	2-3	1	1	1	(2)3		1	3-4(5)	1	(3)4(5)	1	4			2	1	5
A. brachystachya	1	1-2	1-3	1-3	1-2	1-2	1(2)	2		1	(1)2-3	1	2-3	(1)	(3)			2	1	3
A. buxifolia	1	1(2)	(1)2-4	1-3	1	1	1	3-4		1	(2)3-4	1	(3)4-5	1	(3)4-5	1	(3)4-5	2	1	6
A. calamifolia	1	1(3)	(1)2	2-3	2-3	1	1	(2)3(4)		1	3-4	1	3-5	1	4-6	1	4-6	2	1	7
A. conferta	1(2)	1(2)	1-2	2-3	1-2(3)	1	1	2-3		1	(2)3-5	1	3-6	1	3-6	1	3-5	2	1	6
A. confusa	1	2	1-3	1-3	1-3	?	?	2	(1)	(1)	(2)							(1B) 2	1	2
A. continua	1	1	2-3	3	1-3	1-2	1	2	2			1	3(4)	1	3-4(5)	1	(3)4-5	1 B	1	5
A. coolgardiensis	1(2)	1	1	1	1(3)	1	1	(1)2	(2)	1	2-3	1	2-3(4)	1	3-4	1	(2)3-4	(1B) 2	1	5
A. craspedocarpa	1	1	(1)3	(1)3	2-3	3	3	2-3	2-3	1	2-3	(1)	(3)					(1B) 2	1	3
A. cultriformis	1	1	2-3	1-2	1	1	1	3		1	4	1	3-5	1	4-6	1	4-6	2	2	6
A. cyclopis	1(2)	1(2)	1-3	1-3	2-3	?	1-3	(3)4-5		1	(4)5-6	1	(5)6-7(9)	1	(7)8-9	1	8-11	2	1	12
A. decora	1	1	1	1	1	1	1	(2)3-4		1	2-3(4)	1	2-3(4)	1	3-4	1	3-4	2	1	4
A. diptera	1	1	1	1	1	1	1	2	2			1	2	1	2	(1)	(2)	1 B	1	2
A. dodonaeifolia	1	1	1(2)	1	1	1	1	3-4		1	3-4	1	4-5	1	4-6	(1)	(4-6)	2	1	6
A. doratoxylon	1	1-3	2-3	3-4	4	4-5	1-3	2	(2)	1	2(3)	1	(2)3	1	(2)3-4	1	3-5	(1B) 2	1	6
A. elongata	1	1	1	1	1(2)	1	1	(2)3-4(5)	(3)	1	3-6	1	(3)4-9	1	(3)5-9	1	4-9	(1B) 2	2	12
A. extensa	1	1	1	1	1	1	1	2	2			1	2-4	1	3-4	1	4	1 B	1	4
A. falciformis	1	1(2)	1(2)	1(2)	1	1	1	5-6	(5)	1	3-5	1	6-7	1	8-11	1	9-11	(1B) 2	1	14
A. farinosa	1	1	1-2	2-3	2	1	1	2		1	2(3)	(1)	(2)					2	1	3
A. glandulicarpa	1	1(4)	1	1	1	1	1	2(3)		1	2-4	1	2-4	1	3-4	1	3-4	2	1	4
A. gracilifolia	1	1	1	1	1	1	1	3		1	(2)3	1	(2)3-4	1	4-5	1	5	2	1	5
A. graffiana	1	1-2	1-3	1-3	1-3	1	1	2-3		1	(2)3-4	1 / (2)	(3)4-6 / (4+3)	1	4-6(7)	1	4-6	2	2	7
A. grasbyi	1	1	1	1-3	1-3	?	?	3-4	3-4									1 B		
A. heterophylla	1	1-2	2	2	3-4	3-4	1(2)	4-5	(3)	1 (2)	(3)4(5) (4+4)	1	(3)4-6	1	4-6	1	5-7	(1B) 2	7	26
A. hispidula	2	3	3	3	3	3	3	4-5		1	(2)3-4	1	3-4	1	3-4	1	3-4	2	1	4
A. implexa	1	1	1	1	1	1	1	(4)5-7		1	(3)4-8(9)	1	4-9	1	(4)6-11	1	7-14	2	4	22
A. iteaphylla	1	1(2)	2-3	2-3	2-3	1-3	1-3	4-5		1	4	1	5-6	1	5-7	1	5-8	2	1	8
A. kempeana	1	1	1	1	1	1	1	2		1	2-3	1	3-4					2	1	4
A. koa	1-2	1-2	1-2	2-4	2-4	2-4	2-4	(5)6-7(8)	(3)5-7			1 / 2	4-7 / 5-7+6-8	1 / 2	6-8(11) / 5-7+5-8	1 / 2	5-6 / 7-9+7-9	1 B	9	27

NOM DES ESPECES	F 1	F 2	F 4	F 6	F 8	F 12	F pl. âgée	F1 PENNEE	F2 PENNEE	F2 BIPENNEE		F3 BIPENNEE		F4 BIPENNEE		F5 BIPENNEE		Mode succ. fol.	N. max. p.P.	N. max. p.f.
								N.p.f.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.	N.p.P.	N.p.f.			
A. ligulata	1	1	1-3	1-3	1-3	1-3	1-3	3-4	3-4	1	3-4	1	3-4	1	4-6	1	4-5	1 B-2	1	8
A. linifolia	1	1	1	1	1	1	1	6-7		1	5-7	1	8-10	1	(7)10-13	1	9-12	2	1	12
A. longifolia	1	1	1-2	1	1	1	1	2-4	(3)	1	(2)3-5	1	(3)4-6(7)	1	6-9	1	7-9	(1B) 2	1	10
A. melanoxylon	(1)2	(1)2	2(3)	2(3)	1(2)	1(2)	1	3-6		1	(2)3-4	1	3-7	1	6-9	1	8-11	2	8	24
A. microbotrya	1(2)	1(2)	3-5	3	3	3	1-3	3-4		1	4-5	1	(3)4-6	1	(4)5-7	1	5-6(8)	2	1	9
A. myrtifolia	1	1	1	1	1(2)	1	1	2	2			1	3-4	1	4(5)	1	(3)4(5)	1 B	1	5
A. notabilis	1	1-2	1-3	1-3	1-2	1	1	(2)3(4)		1	(3)4-5	1	4-5	1	3-5	(1)	(6)	2	2	6
A. oxycedrus	1	1	1	1	1	1	1	4-5		1	3-4	(2)	(5+4)	(2)	(6+6)			2	1	6
A. peuce	1	1	?	?	?	?	?	(3)6	6			1	3-5	1	4-6	1	4-6	2		
A. podalyriaefolia	1	1-3	4-5	4-5	1-4	1-4	1	5-8		1	4-6	1	5-11	1	7-15	1	9-14	1 B		
A. pycnantha	1(2)	2-3	4-9	4-9	4-9	4-9	4-9	3-4		1	3-5	1	3-6	1	4-7	(3)	?+7+11	2	3	14
A. retinodes	1	(2)3	3-5	3-5	1-3	1	1	2)3-4	(2)	1	(2)3-4	1	3-5	1	7-9			2	1	9
A. rossei	1-2	1-3	1(2)	1	1	1	1	3(4)		1	2-3	(2)	3-4+3	1	(3)4-6	1	(3)5-7	(1B) 2	2	10
A. rotundifolia	1	1-2	1(2)	1	1	1	1	2(3)	(2)	1	2-3	1	2-3	(1)	(1)			2	1	3
A. rubida	1	1	1	1	1	1	1	3-5		1	(2)3-6(7)	1	(2)3(4)	1	3-4	1	3-4(5)	(1B) 2	1	5
A. saligna	1-2	1-2	1-2	2-5	3-6	3-6	1-2(3)	3-4	3-4			(2)	5-9 (5+7)	1	(6)7-9(11)	1 2	8-12 7-8+10	2	5	16
A. sowdeni	1(2)	1	1-3	1-3	1-2	1-2	1(2)	2(3)		1	2-3	1	3-4	1	3-4	1	3-5	1 B	1	6
A. spinescens	1(2)	1(2)	1(2)	1-3	2-4	2-4	1-4	2	2			1	2-3(4)	1	2-3			2	1	4
A. stenophylla	1	1(2)	1	1	1(2)	1(2)	1	(4)5	(4)	1	3-5	1	(2)3(4)	1	3-4	1	3-4	1 B	1	6
A. stricta	1	1	1-3	1-3	1	1	1	2-3		1	3-4	1	3-5	1	4-5	1	5-6	(1B) 2	1	8
A. strongylophylla	1	1	1	1	1	1	1	4-5(6)	4-5(6)			1	3-5	1	5-6	1	(2)4-6	2	1	6
A. suaveolens	1(2-3)	1(2-3)	(1)2-3	(1)2-3	1-3	1(2-3)	1	(2)3-4(5)		1	3-4	1	3-4	1	4-5	1	5-6	1 B	1	7
A. subporosa	1	1	1-2	1-2	2-3	1-3	1	2-3	(2-3)	1	3	1	3-5	1	4-6	1	4-6	2	1	7
A. tetragonophylla	1	1	1	1	1	1	1	2(3)	2	(1)	(1-2)	1	4-5	1	4-6	1	5-7	(1B) 2	1	9
A. triptera	1	1	1-3	1-3	1	1	1	2		1	2(3)	1	2(3)	1	2(3)	1	2(3)	(1B) 2	1	3
A. ulicifolia	1	1	1	1	1	1	1	2	(2)	1	2	1	2-3	1	2-3	1	3	2	1	4
A. undulifolia	1(2)	1(2)	(1)4	2-4	3-4	1-4	1(2)	(2)4-5		1	(3)4-5	1	2(3)	1	2	1	2-3	(1B) 2	1	3
A. urophylla	1	1	1	1	1(3)	1	1	2	2	(1)	(2)	1	(3)4-5(6)	1	5-7	1	6-8	2	1	11
A. verticillata	1-2(3)	2-5	2-5	1(2)	1	1	1	3-4		1	3-4	1	3-4	1	4-5	1	4-6	(1B) 2	1	5
A. vestita	1	1-2	1-2	1-2(3)	1	1	1	3-5		1	4-6	1	3-5	1	4-5	1	(1)4-5	2	1	5
A. victoriae	1	1	1	1	1	1	1	(3)4-5		1	(2)3-5	(2)	5-8 (5+5)	1	5-9	1	5-9	2	1	9
A. wattsiana	1	1-2	3-6	3-5	1-3	1-2	1	3-4		1	3-4	1	3-5	1	4-7	1	3-4	2	1	5
													4-6			(2)	5-7 (8+5)	2	2	9

TABLEAU II

Abréviations : F1, F2... = 1ère feuille, 2ème feuille... ; N.p.f. = nombre de paires de folioles ; N.p.P. = nombre de paires de pennes.
Des précisions sur l'utilisation de ce tableau sont données en tête des chapitres "stipules" et "morphologie foliaire".

F. MORPHOLOGIE FOLIAIRE[7]

Nous traiterons successivement les points suivants :

1) Nombres de paires de pennes et de folioles de la jeune plantule, modes de succession foliaire.

2) Morphologie des folioles.

3) Disparition de la feuille composée : phyllodinisation, phyllocladisation, lépidisation[8]. Analyses critiques des valeurs du phyllode et de l'écaille.

4) Glandes foliaires.

1. NOMBRES DE PAIRES DE PENNES ET DE FOLIOLES DE LA JEUNE PLANTULE, MODES DE SUCCESSION FOLIAIRE.

Cambage propose dans chacune des monographies de plantules les nombres de paires de pennes et de folioles. Dans ses remarques générales il dresse peu à peu la liste des espèces ayant soit 2 premières feuilles pennées, soit 1 première feuille pennée suivie d'une feuille bipennée, mais n'insiste pas sur les variations du nombre de paires de folioles selon les espèces. Dans l'ensemble, les documents proposés par Cambage constituent de très utiles éléments de référence ou de comparaison.

Observations personnelles.

Toutes les espèces classées par Bentham dans les *Phyllodineæ* passent par un stade de jeunesse penné, puis bipenné (sauf lorsque, exceptionnellement, la phyllodinisation intervient après le stade penné). Des comptages des nombres de paires de pennes et de folioles ont été effectués sur les jeunes plantules jusqu'au stade 5^{e} feuille. Les résultats de ces observations sont reportés dans le tableau II.

Précisions concernant ce tableau. — Pour la commodité de la lecture les espèces sont classées par ordre alphabétique. Les indications entre parenthèses correspondent à des cas peu fréquents. Lorsque les feuilles sont bipennées à plusieurs paires de pennes, le nombre indiqué en premier se rapporte à la paire proximale de pennes. La colonne « Nombre maximum de paires de folioles » concerne uniquement les folioles de 2^{e} ordre des feuilles bipennées. L'absence d'indications pour une feuille donnée signifie que cette feuille est phyllodinisée.

---

7. Nous remercions M. Llubes pour la réalisation des photographies qui illustrent le chapitre.

8. Nous formons ce mot à partir du mot grec λεπίς = écaille.

Le nombre de folioles de la 1re feuille oscille entre 1 et 8 paires. Il varie beaucoup à l'intérieur d'un même groupement d'espèces. Le nombre de paires de folioles des feuilles bipennées tend généralement à augmenter sur les feuilles successives, surtout lorsque la phyllodinisation n'est pas très précoce. Ce nombre, variable dans un même groupement d'espèces, oscille entre 1 et 14 paires, entre la 2e et la 5e feuille. La 1re feuille bipennée est généralement à 1 paire de pennes. Le type bipenné à 2 paires de pennes peut apparaître entre la 3e et la 5e feuille chez les *A. graffiana, koa, retinodes, rubida* et *wattsiana*. Ce type peut exister dès la 2e feuille chez *A. heterophylla*. Chez *A. podalyriaefolia* on peut observer, exceptionnellement, 3 paires de pennes sur la 5e feuille.

Si l'on classe les espèces suivant la morphologie des feuilles primordiales, c'est-à-dire d'après les modes de succession foliaire[9] (voir tableau II), on constate que le mode 2 est le plus fréquent (voir *clichés* 8-10-11-15, *Pl.* (II) (III)). Le mode 1 B est obligatoire ou dominant dans 15 espèces seulement (voir *clichés* 9-12-16, *Pl.* (II) (III) (IV)). On remarque aisément que les deux modes 1 B et 2 apparaissent dans des groupes très divers de la classification de Bentham. Par ailleurs on observe isolément quelques plantules à feuilles mi-pennées mi-bipennées. Dans ce cas les modes de succession foliaire sont mixtes. Nous avons ainsi noté les modes mixtes suivants[10] :

1 A - 1 B chez les *A. diptera* (3e feuille d'aspect penné à folioles partiellement subdivisées), *saligna* (3e feuille pennée à paire proximale de folioles subdivisées en folioles de 2e ordre[11]) et *tetragonophylla* (3e feuille portant une penne opposée à une grande foliole).

1 B - 2 chez les *A. doratoxylon, ligulata, tetragonophylla* (*cliché* 14, *Pl.* (III)), *wattsiana* (*cliché* 13, *Pl.* (III)) (2e feuille portant une paire proximale de pennes ou de folioles partiellement subdivisées et une ou deux paires distales de folioles), *heterophylla* (même cas

---

9. Pour la définition et l'illustration des différents modes de succession foliaire, nous renvoyons p. 32 *in* « Acacias africains », 1969. Lorsque la phyllodinisation est très précoce (niveaux 2e et 3e feuilles) il peut être difficile de déterminer quel est le mode de succession foliaire. Ainsi, chez *A. confusa*, nous avons admis qu'il s'agissait du mode 2, car un cas à 2e feuille bipennée a été observé, mais nous l'indiquons entre parenthèses puisqu'il s'agit d'une observation exceptionnelle. Il est vraisemblable que le mode de succession foliaire d'*A. grasbyi* est de type 1B bien qu'aucune variation individuelle n'ait révélé quelle pourrait être l'allure de la 3e feuille si elle était composée.

10. Les modes mixtes ont déjà été illustrés. Voir pl. V-XV, fig. 52-55 *in* « Acacias africains », 1969.

11. Nous appelons :
folioles de 1er ordre, les folioles de la feuille pennée,
folioles de 2e ordre, les folioles de la feuille bipennée,
folioles de 3e ordre, les folioles provenant de la subdivision des folioles de 2e ordre.

que précédemment, mais, au niveau distal, une penne est opposée à une foliole (*cliché* 17, *Pl.* (IV)), *koa* (2e feuille à 2 paires proximales de pennes et 2 paires distales de folioles, ou bien 2e feuille à paire proximale de folioles partiellement subdivisées en folioles de 2e ordre).

1 A - 2 rattaché à un cas observé chez *A. heterophylla* : à une 1re feuille pennée succède une 2e feuille bipennée (mode 2), mais celle-ci est suivie d'une feuille pennée (mode 1 A).

2 - 3 chez les *A. acinacea* (*fig.* 10 b), *armata, cyclopis, implexa, microbotrya, tetragonophylla* (*cliché* 14, *Pl.* (III)), la paire proximale de folioles de la 1re feuille est partiellement ou complètement subdivisée en folioles de 2e ordre.

La troisième feuille peut-être mixte après une deuxième feuille normalement bipennée (*cliché* 18, *Pl.* (IV)). Ce cas peut s'apparenter au mode mixte 1 A - 2.

Des feuilles mixtes peuvent apparaître au-delà de la 3e feuille. Ainsi, au niveau de la 4e feuille, la paire proximale de folioles peut être remplacée par une paire de pennes (*A. heterophylla, koa, suaveolens*. Chez *A. koa* (*cliché* 16, *Pl.* (IV)) et *A. suaveolens*, les folioles des pennes proximales ont la taille des folioles de la partie distale pennée. La feuille a ainsi 3 pennes de même aspect. Sur une plantule d'*A. vestita* nous avons observé une 4e feuille où s'opposent une penne et une grande foliole très partiellement subdivisée à la base.

Les types foliaires mixtes sont plus rares au niveau 5e feuille. Deux cas ont été notés : l'un chez *A. acinacea* (feuille à paire distale de folioles et paire proximale de pennes), l'autre chez *A. heterophylla* (feuille essentiellement pennée mais présentant une penne proximale opposée à une foliole).

Dans de très rares cas a pu être observé un phénomène de tripennation (subdivision plus ou moins totale des folioles de 2e ordre en folioles de 3e ordre). Les feuilles ne sont jamais entièrement tripennées. La tripennation n'intervient que sur 1 ou 2 folioles de la même feuille. Elle se manifeste souvent au niveau des folioles distales. Deux pennes opposées peuvent ainsi remplacer 2 folioles de 2e ordre (*A. koa*, 5e et 9e feuilles) ou bien une penne portant des folioles de 3e ordre peut s'opposer à une foliole de 2e ordre (*A. stenophylla*, 2e, 3e, 4e feuilles). Parfois il ne s'agit que de l'amorce d'une subdivision d'une foliole de 2e ordre (*A. tetragonophylla*, 3e feuille; *A. vestita*, 4e feuille).

Au total, la cœxistence de deux modes différents dans une même espèce ainsi que la présence de feuilles mixtes témoignent d'une continuité entre les modes de succession foliaire et permettent de comprendre le passage de la feuille pennée à la feuille bipennée (voir à ce sujet Vassal 1967, 1969).

On remarquera en outre deux faits.

— Quelques espèces ont plus particulièrement tendance à former des feuilles à structure mixte. C'est notamment le cas des *A. tetragonophylla, koa* et *heterophylla.*

— Les variations morphologiques foliaires se manifestent dans plusieurs subdivisions de BENTHAM.

REMARQUES SUR LES OBSERVATIONS DE CAMBAGE.

Dans beaucoup de cas nos observations concordent quant aux types de feuilles primordiales; nous signalerons toutefois quelques variations de détail que nous énumérons ci-dessous en utilisant la caractérisation en modes de succession foliaires définie plus haut.

	observations CAMBAGE	observations personnelles
A. doratoxylon *A. elongata* *A. falciformis* *A. longifolia* *A. retinodes* *A. rotundifolia*	2	(1 B) 2
A. ligulata	1 B	1 B,2
A. urophylla	1 B	1 B (2)
A. tetragonophylla		
A. implexa	(1 B) 2	2

CAMBAGE remarque, çà et là, des folioles subdivisées sur des pennes d'*A. tetragonophylla*, mais ne précise pas s'il s'agit de folioles de 1er ou de 2^{e} ordre. En fait, dans le cas précis de cette espèce, les deux types de folioles sont probablement concernés; nos observations en font foi. CAMBAGE est plus précis au sujet d'une feuille mixte observée chez *A. podalyriaefolia* et dont il propose un dessin : il s'agit là d'une feuille axillaire portant une paire proximale de pennes et une paire distale de folioles. Sur *A. stenophylla* il note la présence d'une 2^{e} feuille « tripennée »[12] c'est-à-dire (au sens de CAMBAGE) ayant une paire de pennes proximales et quelques paires de folioles sur la partie distale du rachis (voir à ce sujet les feuilles à 3 pennes mentionnées plus haut chez les *A. heterophylla, koa, suaveolens*). Pour notre part nous n'avons remarqué sur cette espèce que des phénomènes de tripennation au sens strict. CAMBAGE a observé cette véritable tripennation chez *A. implexa* [1922].

---

12. L'utilisation malheureuse de cet adjectif peut prêter à confusion. Au sens strict, il y a tripennation lorsque les folioles de 2^{e} ordre se subdivisent en folioles de 3^{e} ordre.

2. MORPHOLOGIE DES FOLIOLES.

Observations personnelles.

Le limbe des folioles est dissymétrique à la base (*fig.* 49, 50). Sa forme générale peut être globalement elliptique, elliptique étroite ou elliptico-oblongue. Cette forme est susceptible de varier sur le même individu.

La taille des folioles de la feuille pennée est souvent supérieure à celle des folioles des feuilles bipennées qui lui succèdent (*clichés* 8, 21, *Pl.* (II) (V)).

Les folioles de la 1re feuille peuvent être de couleur rose violacé sur les bords (*A. dodonaeifolia*...), sur la face inférieure (*A. brachystachya, notabilis*...), ou sur les deux faces (*A. doratoxylon, melanoxylon, pycnantha, suaveolens*...).

La nervation des folioles a été observée après éclaircissement (méthode de J.-M. Gastaud déjà citée). Les nervures sont généralement fines et peu saillantes. De part et d'autre de la nervure principale, des nervures accessoires divergent à partir du pétiolule. On observe généralement deux nervures accessoires du côté où le limbe est le plus large et une nervure accessoire de l'autre côté du limbe (*fig.* 49, 50). Mais parfois, seule l'une de ces trois nervures (du côté le plus large) est bien développée, les deux autres étant courtes ou non différenciées nettement. La densité de la nervation foliolaire apparaît très analogue dans les différentes espèces observées.

Remarques sur les observations de Cambage.

Cambage observe une nervure principale flanquée très souvent d'une nervure plus courte du côté de la marge inférieure, mais ne signale pas la présence éventuelle de deux autres nervures courtes radiales. Comparant cette nervation à celle des cotylédons (3 nervures principales), il suggère que la foliole actuelle dérive peut-être d'une foliole trinervée. Ne vaudrait-il pas mieux toutefois comparer le cotylédon à l'ensemble de la feuille et non à la foliole?

3. DISPARITION DE LA FEUILLE COMPOSEE.

Nous traiterons successivement les points suivants :

— phyllodinisation, phyllocladisation, lépidisation,
— analyse critique de la valeur du phyllode,
— valeur de l'écaille.

PHYLLODINISATION, PHYLLOCLADISATION, LÉPIDISATION.

Le phénomène de la phyllodinisation est connu depuis les travaux de DE CANDOLLE [1813]. Son mécanisme est évoqué dans un grand nombre de traités classiques tels ceux de DUCHARTRE [1877], GOEBEL [1905], TROLL [1967]..., ou dans des travaux spécialisés (PETERS, 1925, BOKE, 1940...). LUBBOCK [1892] et HICKEL [1911], par quelques descriptions de plantules, contribuent à mieux faire connaître les modalités morphologiques de la phyllodinisation. Mais c'est à CAMBAGE que l'on doit l'œuvre la plus importante dans ce domaine. Cet auteur a particulièrement bien étudié (analytiquement) l'apparition de la phyllodinisation. Il n'a pourtant fait qu'une synthèse succincte [1915] en décrivant chez les Acacias à phyllodes aplatis l'apparition dissymétrique du limbe et la différenciation concomitante des nervures. Ses indications ne sont pratiquement pas illustrées. Il n'a pas décrit les modalités morphologiques de la phyllocladisation. D'autre part, il ne dit rien de la lépidisation bien qu'ayant observé une espèce devenant partiellement écailleuse (*A. restiacea*). L'aspect général des phyllodes adultes est bien connu (voir notamment l'iconographie de VON MUELLER). En ce qui concerne le processus morphologique et anatomique de transformation de l'axe foliaire en phyllode, PETERS et BOKE (*loc.* cités) ont des opinions divergentes. Pour PETERS, le limbe phyllodial résulte d'une activité méristématique bifaciale (adaxiale et abaxiale). BOKE estime que « *the meristematic activity in the primordium is confined to the apex and the adaxial side* » et ajoute « *moreover, in mature phyllodes the median bundle lies along the abaxial margin* ». Précisons notamment que l'existence de deux types de phyllodes chez *A. verticillata* est reconnue depuis longtemps : les uns sont verticillés, sans rameau axillaire, les autres épars axillant un rameau. En fait, certains auteurs ne considèrent comme phyllodes authentiques que ces derniers. Ainsi HOFMEISTER [1868] assimile les « phyllodes » verticillés à des stipules. BUSCALIONI et MUSCATELLO (cités par BUSCALIONI et CATALANO, 1927) considèrent pour leur part que ces « phyllodes » correspondent aux folioles latérales et terminales d'une feuille composée dont les rachis se seraient fusionnés avec l'écorce.

Le problème de la valeur du phyllode donne lieu à une controverse. On doit à DE CANDOLLE [1813] la théorie « classique » selon laquelle le phyllode a une nature pétiolaire. Cette conception est communément reprise par la suite par des auteurs tels que BENTHAM [1864], BAILLON [1870], DUCHARTRE [1877], LUBBOCK [1892], MANN [1894], CAMBAGE [1915], PETERS [1925]... Elle est utilisée dans de nombreux traités classiques actuels.

REINKE [1897], GOEBEL [1905], FLECHTER [1920], BUGNON [1926], CATALANO [1934], BOKE [1940] et KAPLAN [1969] pensent au con-

traire que le rachis intervient aussi (toujours ou dans quelques cas) dans la réalisation du phyllode. Goebel précise que dans quelques espèces d'Acacias (*A. floribunda, melanoxylon, uncinata*) il y a des formes de transition montrant que le rachis peut avoir une part dans la formation du phyllode. Flechter, sans référence à Goebel, considère que le phyllode provient de l'ensemble pétiole-rachis de la feuille bipennée. Il réfute avec force la théorie « classique » et propose la nouvelle dénomination « euphyllode ». Nous analyserons plus loin les nombreux arguments que les auteurs proposent à l'appui de leurs thèses.

Citons enfin pour mémoire l'hypothèse de Morren [1852], reprise ensuite par Von Mueller [1877] et citée par Flechter [1920], selon laquelle « *the supposed simple leaves are in reality formed by the confluence of leaflets stalklets and stalks into one leaf-like mass* ».

Cambage n'a donné aucune interprétation concernant l'écaille d'*A. restiacea*.

Observations personnelles.

Les feuilles composées disparaissent plus ou moins tôt. Le jeune *Acacia* prend alors un aspect totalement nouveau. 3 cas peuvent se présenter selon qu'il apparaît, après les feuilles composées :

— soit des phyllodes articulés sur la tige (61 espèces),

— soit des phyllodes non articulés sur la tige (3 espèces),

— soit des écailles (1 espèce).

a) Espèces à phyllodes articulés sur la tige.

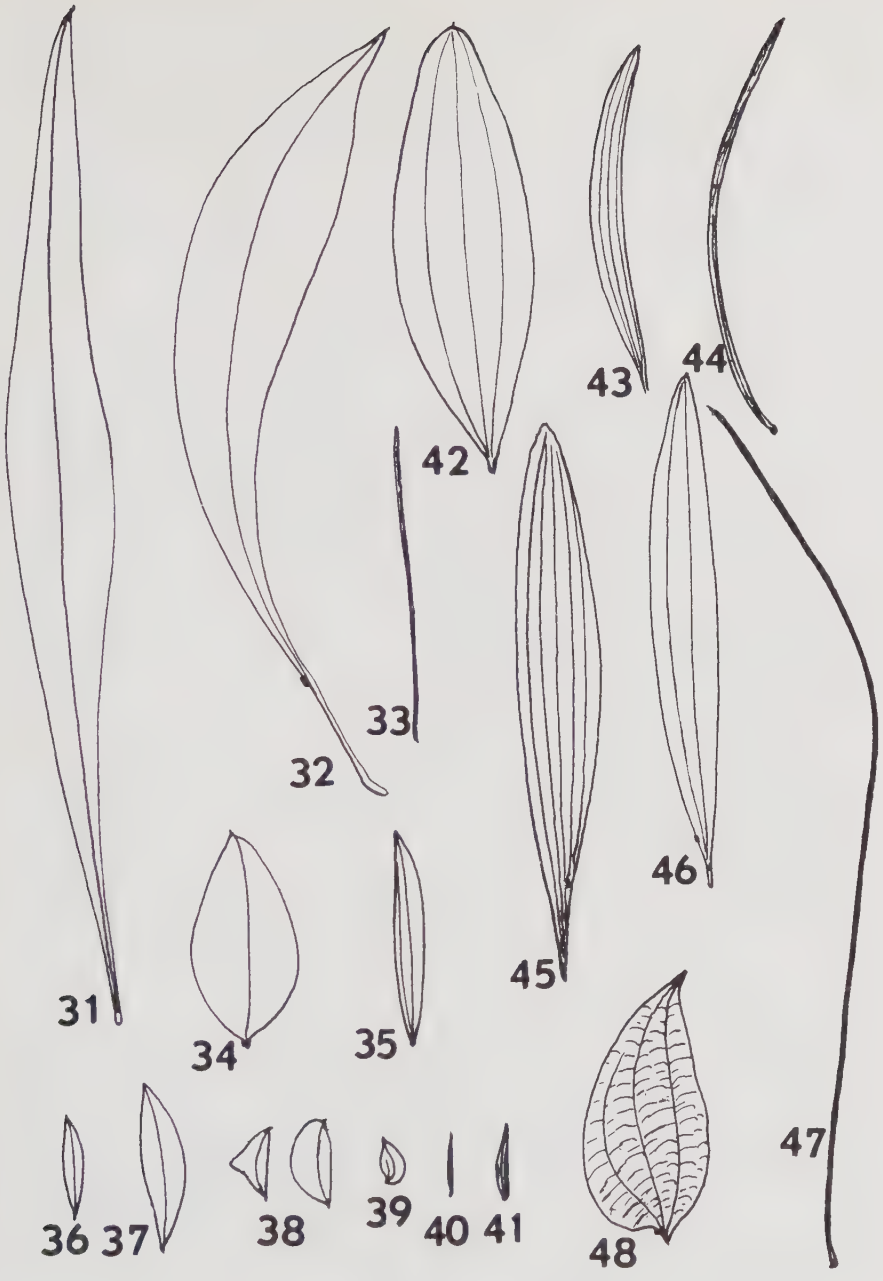
Elles sont les plus nombreuses.

L'articulation des feuilles (composées ou phyllodinisées) se fait par l'intermédiaire du *pulvinus*, renflement caractéristique de nombreuses Légumineuses, situé ici à la base du pétiole ou du phyllode (*fig.* 62a, 65a).

α. Généralités sur la morphologie du phyllode.

Afin de mieux comprendre le phénomène de la phyllodinisation, il est nécessaire, au préalable, de rappeler brièvement quelques points concernant la morphologie du phyllode de l'adulte.

Les phyllodes ont été très utilisés par Bentham pour caractériser les subdivisions de l'ensemble du groupe car leur morphologie est très diverse (*fig.* 31-48). Ainsi la longueur peut varier de quelques millimètres à près de 30 cm. La forme générale est elliptique (*A. cyclopis, decora, heterophylla*...), falciforme (*A. pycnantha*...), lancéolée falciforme (*A. saligna, myrtifolia*...), ovale (*A. uro-*



TYPES DE PHYLLODES (× 2/3).

FIG. 31 : *A. saligna.* — FIG. 32 : *A. pycnantha.* — FIG. 33 : *A. calamifolia.* — FIG. 34 : *A. podalyriaefolia.* — FIG. 35 : *A. dodonaeifolia.* — FIG. 36 : *A. decora.* — FIG. 37 : *A. myrtifolia.* — FIG. 38 : *A. cultriformis.* — FIG. 39 : *A. glandulicarpa.* — FIG. 40 : *A. verticillata.* — FIG. 41 : *A. oxycedrus.* — FIG. 42 : *A. cyclopis.* — FIG. 43 : *A. confusa.* — FIG. 44 : *A. elongata.* — FIG. 45 : *A. heterophylla.* — FIG. 46 : *A. longifolia.* — FIG. 47 : *A. peuce.* — FIG. 48 : *A. urophylla.*

Nota : de 31 à 40, phyllodes uninervés; de 41 à 48, phyllodes plurinervés. Seule la nervation primaire a été représentée, sauf pour *A. urophylla.*

phylla, podalyriaefolia...) étroitement linéaire (*A. calamifolia, peuce...*), aciculaire (*A. verticillata, oxycedrus...*) ou parfois subtriangulaire (*A. cultriformis*).

La section est le plus souvent aplatie verticalement (*fig.* 52b 53c) ou parfois subrectangulaire (*fig.* 57) à elliptique (*fig.* 56b). La forme de cette section peut varier sur un même phyllode selon le niveau où elle est observée (*fig.* 58 ab).

Du point de vue de la nervation, nous appelons :

— nervures primaires, les nervures allant de la base au sommet du phyllode,

— nervures accessoires, les nervures issues de la base du phyllode mais n'atteignant pas son extrémité,

— nervures secondaires, les nervures dérivant des nervures primaires et accessoires (pennation et réticulation).

Lorsque cela sera nécessaire nous distinguerons, d'après leur épaisseur, des nervures primaires de 1er ordre ou principales et des nervures primaires de 2^{e} ordre.

Les bords adaxial et abaxial sont parcourus par une nervure marginale (parfois dédoublée du côté adaxial).

β. **Modalités d'acquisition du phyllode.**

— *Précocité et retard de la phyllodinisation. Incidences sur les nombres de paires de pennes et de folioles* (*voir* TABLEAU II)[13].

Avant l'installation du phyllode, la plantule a l'aspect d'un Acacia du groupe « bipenné ».

Lorsque la phyllodinisation est très précoce, le stade foliaire bipenné peut ne pas être atteint. Ainsi, sauf rares exceptions, le phyllode succède directement aux feuilles pennées chez les *A. confusa, grasbyi* (*clichés* 9, 20, *Pl.* (II) (V)) *peuce.*

Lorsque la phyllodinisation intervient, en moyenne, avant la 20^{e} feuille, la plupart des espèces n'acquièrent pas plus d'une paire de pennes. Toutefois on peut noter jusqu'à 2 paires de pennes chez les *A. cultriformis, elongata, graffiana, notabilis, retinodes* et *wattsiana*, 3 paires de pennes chez *A. podalyriaefolia* ou 4 paires de pennes chez *A. implexa.* Lorsque la phyllodinisation est tardive, comme cela est le cas chez les *A. heterophylla, koa, melanoxylon* et *rubida*, le jeune arbre peut atteindre les stades 5 à 9 paires de pennes (*clichés* 22, 25, 26, *Pl.* (V) (VI)).

La réapparition de la feuille bipennée est possible, surtout sur ces espèces à phyllodinisation retardée, et aussi sur des espèces telles qu'*A. implexa*, après installation du phyllode. Ce phénomène est particulièrement net chez les *A. koa* et *heterophylla* (*clichés* 23,

13. Voir à ce sujet « Les Acacias à phyllodes » (VASSAL, 1965).

24, *Pl* (V)). Un tel retour à la bipennation est fréquent lorsque l'arbre souffre. Dans tous les cas, le retour au stade foliaire bipenné est possible au niveau des blessures de l'arbre.

Le nombre de paires de folioles est dans l'ensemble corrélatif du nombre de paires de pennes. Ainsi les *A. heterophylla, implexa, koa, melanoxylon* et *rubida* ont le plus grand nombre de paires de pennes et de paires de folioles.

— *Durée de la phyllodinisation.*

La durée de la phyllodinisation peut être appréciée d'après le nombre de feuilles bipennées à phyllodinisation partielle. Les indications du tableau III (N° des feuilles marquant le début et la réalisation de la phyllodinisation) permettent d'évaluer cette durée.

La phyllodinisation est souvent particulièrement brutale, (rares feuilles mixtes de transition) chez les *A. conferta, confusa* (*fig.* 61), *grasbyi, peuce* et *urophylla* (*clichés* 9, 12, 19-21, *Pl.* (II) (III) (V)).

A l'opposé, la phyllodinisation s'établit très lentement (très nombreuses feuilles mixtes) au point d'« hésiter » encore parfois à s'installer sur l'adulte chez les Acacias à phyllodinisation retardée (déjà évoqués) ainsi que chez les *A. stenophylla* et *victoriae.*

— *Modalités morphologiques de la phyllodinisation.*

La phyllodinisation entraîne peu à peu la disparition des pennes. Un organe nouveau apparaît, fréquemment aplati verticalement, qui jouera le rôle préalablement dévolu à la feuille composée. Ces modifications s'effectuent plus ou moins rapidement selon les espèces.

★ Disparition des pennes.

Elle peut être progressive. Ainsi on observe souvent chez *A. heterophylla* et *A. melanoxylon* (*cliché* 25, *Pl.* (VI)) une réduction du nombre de paires de pennes lorsque l'apparition du phyllode est proche. On note, parfois également, la présence de pennes plus ou moins avortées à l'extrémité du phyllode pratiquement réalisé et précédant le phyllode parfait (*fig.* 51). Dans les mêmes conditions il peut apparaître une seule penne courte ou bien 2 pennes à nombre de folioles très réduit.

La languette terminant le pétiole ou le rachis primaire de la feuille bipennée persiste à l'extrémité du phyllode sous forme d'un mucron fréquemment oblique (*fig.* 51), parfois long et piquant, notamment chez les *A. amblygona, continua* (*fig.* 64), *oxycedrus* (*cliché* 15, *Pl.* (III)) *strongylophylla* (*fig.* 62 c), *tetragonophylla, ulicifolia, verticillata* (*fig.* 71). On rencontre exceptionnellement des feuilles bipennées où une 2e paire de pennes ne s'est pas développée mais où apparaît cependant un rachis primaire faiblement phyllo-

dinisé, parfois légèrement avorté (*A. retinodes, A. urophylla, cliché* 12, *Pl.* (III)).

★ Transformations du pétiole et du rachis primaire.

Pour la description de la phyllodinisation, nous admettrons provisoirement que l'axe de la feuille bipennée portant 1 paire de pennes équivaut au pétiole de la feuille pennée. Nous discuterons plus loin de la valeur réelle du phyllode. Dans cette hypothèse, lorsque la plantule ne dépasse pas le stade bipenné à 1 paire de pennes (cas le plus fréquent), seul le pétiole se phyllodinise. Le phyllode est alors obtenu à la suite de modifications portant, généralement, à la fois sur la longueur, la largeur, l'épaisseur et la nervation du pétiole. Lorsque la plantule atteint le stade bipenné à plusieurs paires de pennes (quand il y a retard à la phyllodinisation notamment) le rachis primaire peut se phyllodiniser partiellement.

- Variations de longueur.

Deux cas se présentent.

Les phyllodes (au moins les premiers formés) ont une longueur inférieure ou tout au plus égale au plus long pétiole des feuilles composées. Ce fait a été observé chez les *A. acinacea, armata, conferta, glandulicarpa, linifolia, oxycedrus* (*cliché* 15 *Pl.* (III)). *rotundifolia, strongylophylla* (*fig.* 62 a,c), *ulicifolia* et *verticillata.*

Les premiers phyllodes formés marquent, par leur longueur une continuité nette avec les feuilles composées précédentes. C'est le cas le plus fréquent.

- Variations de largeur, épaisseur et différenciation de la nervation.

Sauf exception, nous ne parlerons ici que des nervures saillantes extérieurement.

Dans la plupart des espèces, le pétiole et parfois le rachis primaire de la feuille composée s'aplatissent peu à peu dans le sens vertical; le phyllode adulte a ainsi une section étroitement linéaire. Cet aplatissement s'accompagne généralement d'un net élargissement. Il faut noter cependant que l'accroissement de largeur est faible dans certaines espèces à phyllodes aciculaires (*A. oxycedrus fig.* 59 a, c et *cliché* 15 *Pl.* (III)). Lorsque l'apparition du phyllode est progressive (cas le plus fréquent) on constate que le pétiole différencie en premier lieu la portion adaxiale du limbe phyllodial (*fig.* 52, 53, 54, a, b, c, 62 a, b, c). Le développement du limbe sur le rachis primaire de la feuille bipennée à plusieurs paires

NOMS DES ESPECES	début de la phyllodinisation	fin de la phyllodinisation	N. de nervures primaires	N. de nervures accessoires
A. acinacea	F2-F6(F9)	F8-F13(F24)	1	
A. acuminata	F2	F4-F9	7-11	
A. amblygona	F5-F8	F8-F12	1	1(3)
A. armata	F2-F6	F4-F9	1	
A. brachybotrya	F2	F4-F5	1	
A. brachystachya	F2-F3	F3-F5	13-?	
A. buxifolia	F3-F6	F6-F9	1	
A. calamifolia	F5-F9	F7-F14	5-10	
A. conferta	(F6)(F7)	F6-F8	1	
A. confusa	(F2)	F3	3-5(6)	
A. continua	F6-F11	F11-F18	1-2	
A. coolgardiensis	(F3)F4-F5	F6-F9	3	
A. craspedocarpa	F2-F3	F3-F4	5-7	
A. cultriformis	F2-F6	F5-F8	1	
A. cyclopis	(F2)F3-F4	F5-F8	5-7	
A. decora	(F2)F3-F4	F4-F7	1	
A. diptera	F5(F6)	F6(F7)	1	
A. dodonaeifolia	(F2)F3	F5-F6	1	(1)
A. doratoxylon	F3-F5	F7-F10	23-29	
A. elongata	F4-F8	F10-F18	3(4)	
A. extensa	F3-F4	F5-F6	1	
A. falciformis	F3	F7-F8	1	
A. farinosa	F2	F3(F4)	5-7	
A. glandulicarpa	F3-F4	F4-F6	1	1
A. gracilifolia	F3-F4	F6	2	
A. graffiana	F2-F4	F4-F7	1	
A. grasbyi	(F2)F3	F3(F4)	7-11	
A. heterophylla	F5-F7	F19-adulte	5-11	
A. hispidula	F2	F7-F11	1	
A. implexa	F4-F10	F9-F16	8-14	
A. iteaphylla	F4-F7	F6-F8	1	
A. kempeana	F2-F3	F3-F5	17-37	
A. koa	F19-F20...	?-adulte	5-11	
A. ligulata	F4-F8	F8-F10	1	
A. linifolia	F2-F3	F6-F8	1	
A. longifolia	(F1)F2-F4	F4-F7	2-5	
A. melanoxylon	(F2)F3-F6	F11-F22...	3-5	
A. microbotrya	F2-F4	F4-F6	1	
A. myrtifolia	F4-F5	F6-F9	1	
A. notabilis	F2-F3	F4-F5	1	
A. oxycedrus	F2-F8	F5-F11	3	
A. peuce	F1-F2	(F2)F3	3	
A. podalyriaefolia	F3-F6	F7-F10	1	
A. pycnantha	F2-F5	F6-F8	1	
A. retinodes	F4-F6	F6-F10	1	
A. rossei	F2-F3	F4-F5	1	
A. rotundifolia	F2-F7	F8-F12	1	(1)
A. rubida	F4-5	?(très tardive)	1	
A. saligna	F5-F9	F7-F11	1	
A. sowdeni	F2-F3	F3-F5	9-13	
A. stenophylla	F3	F9-F26(F39)	7-11	
A. stricta	F2-F3	F5-F6	1-2	
A. strongylophylla	F7-F10	F8-F11	1	
A. suaveolens	F5-F8	F7-F12	1	
A. subporosa	F6-F8	F11-F16	7-9	
A. tetragonophylla	(F2)F3	F4-F12	5-8	
A. triptera	F3-F7	F6-F10	7-12	
A. ulicifolia	F5-F6	F6-F7(F8)	1	
A. undulifolia	F2-F6	F6-F10	1	
A. urophylla	(F6)	F6-F7	2	1(2)
A. verticillata	F2-F5	F5-F9	1	(1)
A. vestita	F5-F6	F6-F7	1	
A. victoriae	F5-F15	F30-F38	1	
A. wattsiana	F4-F7	F6-F9	1	

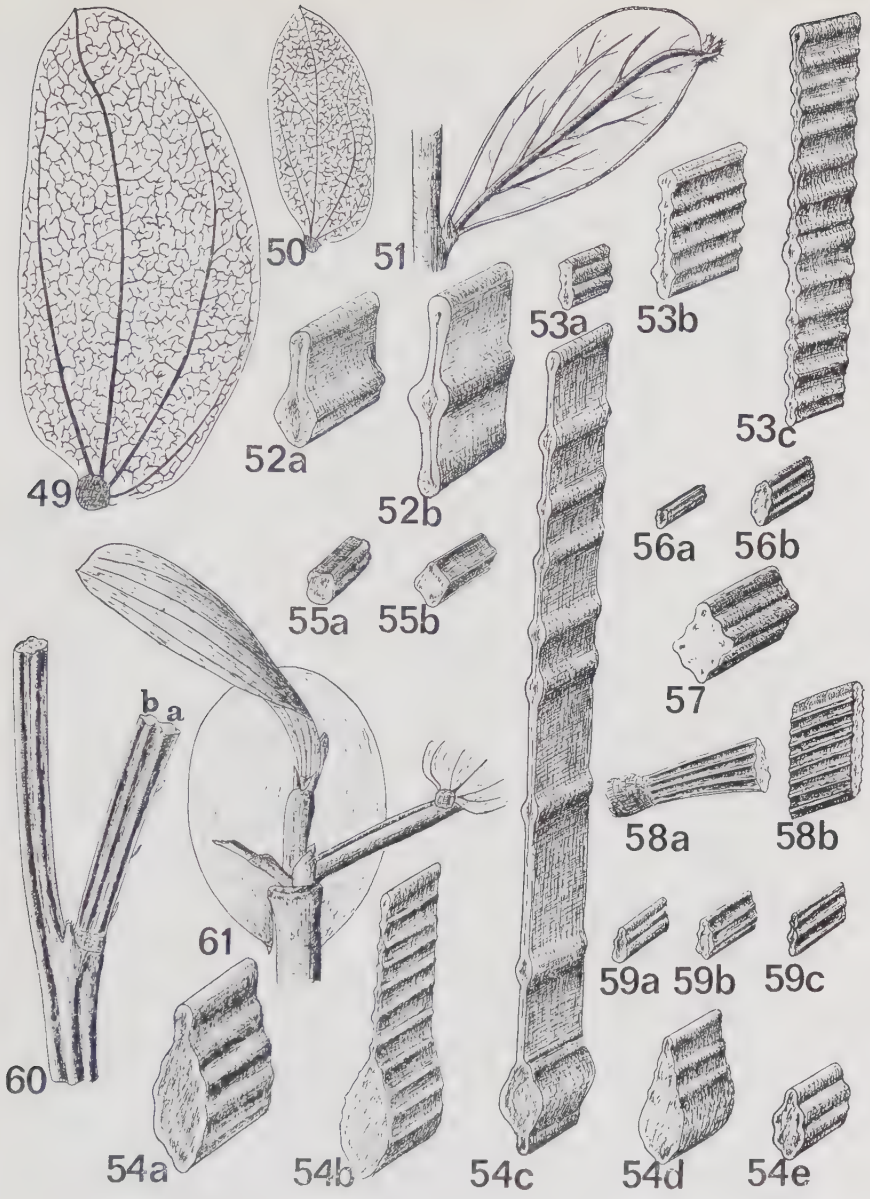
TABLEAU III

Note : les numéros des feuilles indiqués pour A. verticillata correspondent aux numéros des phyllodes I.

de pennes se fait de la même façon (*fig.* 54 d, e), mais l'intensité de la phyllodinisation y est proportionnellement plus faible. Au fur et à mesure que le limbe phyllodial se réalise, sur les feuilles composées successives précédant le phyllode, les nervures apparaissent (voir tableau III).

Chez les Acacias uninervés la différenciation de la nervure primaire unique est très vite effectuée (*fig.* 52, 62). Ces Acacias forment parfois une nervure accessoire plus courte et plus fine, dans le limbe adaxial naissant à la base du phyllode. Cette nervure peut apparaître dès l'amorce de développement du limbe adaxial. Elle est facultative chez les *A. dodonaeifolia, rotundifolia* et *verticillata* (*fig.* 71), obligatoire chez *A. glandulicarpa.* Notons que, sur le phyllode d'*A. dodonaeifolia,* cette nervure interrompt la nervation secondaire pennée de la nervure principale; elle émet elle-même des nervures secondaires pennées, de chaque côté, au niveau de la base du phyllode ou du côté adaxial seulement. Chez *A. stricta,* espèce classée parmi les *Uninerves,* il peut apparaître, dans la partie adaxiale du limbe, une nervure atteignant l'extrémité du phyllode où elle conflue avec la nervure principale et ayant, suivant notre définition, valeur de nervure primaire. Cette espèce peut donc avoir des phyllodes uninervés ou plurinervés (2 nervures parallèles).

Chez les Acacias plurinervés, il apparaît peu à peu, sur les feuilles successives, un nombre croissant de nervures primaires parallèles (*fig.* 53, 54 et 59). Le plus souvent, sur le phyllode réalisé, on reconnaît encore la nervure primaire principale qui, bien que perdant progressivement de son importance au fur et à mesure de la différenciation des autres nervures, peut être légèrement plus saillante. Parfois cependant, seule l'observation anatomique permettrait de dire où elle se situe sur le limbe, lorsqu'il se différencie plusieurs nervures primaires (2-3, parfois 5) d'apparence très analogue qui ont toutes l'aspect de nervures principales. Ce cas est fréquent chez les *A. confusa, cyclopis, elongata, heterophylla, koa, melanoxylon* et *urophylla.* On peut le remarquer aussi chez *A. longifolia* et *A. oxycedrus* (*fig.* 59 c). Notons que le phyllode d'*A. amblygona* a une nervure primaire principale disposée dissymétriquement et des nervures accessoires plus courtes (4-5) essentiellement situées dans le limbe adaxial. L'ontogénie de ce phyllode montre que cette nervation est proche de celle de certains Acacias classés parmi les *Uninerves.* Il apparaît d'abord une nervure accessoire dans le limbe adaxial (nervation pouvant se stabiliser sur un certain nombre de phyllodes)



FOLIOLES ET PHYLLODES.

FIG. 49 : *A. confusa,* foliole proximale d'une 1re feuille (× 8). — FIG. 50 : *A. kempeana,* foliole de 3e feuille, milieu de penne (× 8). — FIG. 51 : *A. acinacea* (× 8). — FIG. 52 : *A. brachybotrya,* a : section niveau 3e feuille; b : section niveau 4e feuille (× 12). — FIG. 53 : *A. doratoxylon,* a : section niveau 4e feuille; b : section niveau 5e feuille; c : section niveau 6e feuille (× 20). — FIG. 54 : *A. koa,* a, b, c : sections sur 3 pétioles successifs en cours de phyllodinisation; d, e : sections dans le 1er et le dernier entrepenne du rachis de la feuille c (× 8). — FIG. 55 : *A. calamifolia,* a : section niveau 6e feuille; b : section niveau 17e feuille (× 8). — FIG. 56 : *A. coolgardiensis,* a : section niveau 3e feuille; b : section niveau 7e feuille (× 8). — FIG. 57 : *A. peuce,* section du phyllode de l'adulte (× 8). — FIG. 58 : *A. sowdeni,* a : section de la base d'un phyllode; b : section du milieu du même phyllode (plantule âgée) (× 8). — FIG. 59 : *A. oxycedrus,* a : section niveau 3e feuille; b : section niveau 6e feuille; c : section niveau 7e feuille (× 8). — FIG. 60 : *A. gracilifolia,* section niveau 15e feuille (× 8). — FIG. 61 : *A. confusa,* stade 1res feuilles (× 5).

Nota : Les phyllodes sont représentés sans leur pilosité.

à laquelle viennent ensuite s'ajouter 3 à 4 nervures de même valeur mais plus courtes.

La nervation secondaire, lorsqu'elle est apparente superficiellement, est plus ou moins réticulée. Dans son ensemble elle peut être constituée de nervures grossièrement parallèles *(A. longifolia, melanoxylon, heterophylla...)* mais difficiles à dénombrer. Cette nervation est très particulière chez *A. urophylla* : les nervures sont disposées « en échelle », subperpendiculaires aux nervures primaires (*fig.* 48).

Quelques espèces ont des phyllodes épais, à section elliptique, voire même sublosangique à subrectangulaire.

Chez *A. calamifolia* (*fig.* 55 a, b) le pétiole peut se transformer en phyllode, sans modification très notable de son épaisseur relative ni sans aplatissement vertical sensible. Au niveau des premières feuilles, celui-ci a un section subcylindrique; sa face supérieure est déprimée en gouttière étroite longitudinale bordée de chaque côté par une nervure fine marginale. Ensuite, tandis que les 2 nervures marginales adaxiales confluent peu à peu (par disparition de la gouttière) pour donner une seule nervure adaxiale, il se forme une nervure marginale abaxiale ainsi qu'une nervure primaire principale sur chaque face latérale. Une étude anatomique permet de constater la différenciation de nervures primaires de 2^{e} ordre, très fines, non saillantes extérieurement (4 à 9). Le phyllode définitif est linéaire à section sublosangique. Notons que dans cette espèce l'ontogénie peut être un peu différente. Le pétiole est en effet susceptible de s'élargir sensiblement tout en s'aplatissant un peu verticalement. Les premiers phyllodes formés ont alors une section épaisse mais nettement plus étroite que précédemment. L'adulte a parfois de tels phyllodes légèrement aplatis.

Chez les *A. coolgardiensis* (*fig.* 56 a, b) et *grasbyi* (*cliché* 9 *Pl.* (II)), le phyllode provient d'un pétiole légèrement aplati verticalement, épais, relativement peu élargi (forme générale linéaire). Dans les 2 espèces il se différencie 2 nervures marginales adaxiale et abaxiale. Chez *A. coolgardiensis* apparaît, sur chaque face du pétiole ,une nervure primaire à valeur de nervure principale. De part et d'autres apparaissent ensuite 2 autres nervures primaires de 2^{e} ordre analogues à la principale. Chez *A. grasbyi,* une amorce très discrète de nervuration parallèle se manifeste sur le pétiole des 2 premières feuilles du côté adaxial. Une étude anatomique serait nécessaire pour plus de précisions. Le phyllode, qui apparaît brutalement, a de nombreuses nervures primaires très fines parmi

lesquelles on peut distinguer parfois une nervure principale médiane légèrement plus épaisse.

Chez les *A. brachystachya, extensa* (*fig.* 63 a, b), *gracilifolia* (*fig.* 60), *peuce* (*fig.* 57), *sowdeni* (*fig.* 58), *tetragonophylla*, le pétiole s'aplatit d'abord verticalement en s'élargissant. Les premiers phyllodes sont ainsi minces et linéaires mais vont s'épaissir peu à peu. A la limite, la section du phyllode pourra être dans certains cas pratiquement aussi large que haute (*fig.* 57). La différenciation progressive du limbe phyllodial sur le pétiole de la feuille composée se fait d'une manière dissymétrique, car la portion adaxiale du limbe est d'abord plus développée que la portion abaxiale. Ce stade à limbe dissymétrique est plus ou moins escamoté lorsque le nombre de feuilles de transition entre feuilles bipennées normales et phyllodes est réduit (*A. peuce, tetragonophylla*). Signalons que chez *A. gracilifolia* (*fig.* 60), le mode de différenciation des nervures est un peu particulier. Sur le pétiole se différencie d'abord nettement une nervure primaire épaisse excentrique abaxiale (*a*) ainsi qu'une autre nervure primaire de 2e ordre parallèle légèrement plus fine, du côté adaxial (*b*). La nervure *a* est assimilable à la nervure principale; il y a donc dissymétrie. Mais ici la dissymétrie va persister. Le limbe s'élargit faiblement, de façon identique sur les 2 bords abaxial et adaxial, au-delà des 2 nervures en formant alors les nervures marginales. Dans les autres espèces, chaque face du phyllode présente toujours une nervure primaire principale, médiane à submédiane. Celle-ci est unique (*A. extensa*), ou accompagnée de nervures primaires de 2e ordre et parallèles symétriquement disposées de part et d'autre (*A. brachystachya, peuce, sowdeni* et *tetragonophylla*). Les nervures principale et de 2e ordre ont souvent un aspect analogue[14]. La persistance d'une gouttière pétiolaire adaxiale caractérise les phyllodes de l'adulte chez les *A. extensa* (*fig.* 63 b) et *tetragonophylla*. Il y a donc, dans ce cas, 2 nervures marginales adaxiales (au lieu d'une seule chez les *A. brachystachya, gracilifolia, peuce* et *sowdeni*). Il y a toujours une seule nervure marginale abaxiale.

★ Particularités.

A. confusa a une ontogénie très particulière. Non seulement, la phyllodinisation s'installe d'emblée (sauf cas exceptionnels), mais la 2e feuille est le plus souvent avortée (*fig.* 61, *cliché* 19 *Pl.* (V)). Celle-ci ne porte pas de folioles; elle est normalement stipulée. La

14. Ce n'est pas le cas chez *A. tetragonophylla* où seule une étude anatomique révèle l'existence de nervures primaires de 2e ordre.

plantule forme rarement une 2e feuille bipennée normale à 1 paire de pennes ou une feuille pennée à 1 paire de folioles (*clichés* 20, 21 *Pl.* (V)).

Chez *A. extensa,* au fur et à mesure que la phyllodinisation se développe, la tige elle-même s'aplatit peu à peu, formant des ailes souvent très développées (*fig.* 63 a). Il y a donc ici une nette tendance à la phyllocladisation. Notons que le *pulvinus* de la feuille perd de son importance alors que, parallèlement, la tige se phyllocladise. Il persiste néanmoins. Le phyllode reste articulé sur la tige.

A. verticillata a 2 types de phyllodes. Le fait est déjà connu. Nous les nommerons phyllodes primaires et secondaires.

— Les phyllodes primaires (épars) sont stipulés, ont des rameaux axillaires, portent souvent une glande sur la face adaxiale et présentent fréquemment une nervure secondaire dans la partie adaxiale du limbe (*fig.* 71). Par ailleurs, leur trace foliaire est large (*fig.* 72) et trifasciculée[15].

— Les phyllodes secondaires, disposés en « verticilles » et généralement non stipulés, ont un limbe souvent moins large et sont dépourvus de glandes et de bourgeons axillaires. Leur limbe adaxial renferme rarement une nervure secondaire. Ils laissent une cicatrice étroite monofasciculée.

b) Espèces à phyllodes non articulés sur la tige.

Trois espèces représentent ce groupe :

A. continua
A. triptera
A. diptera

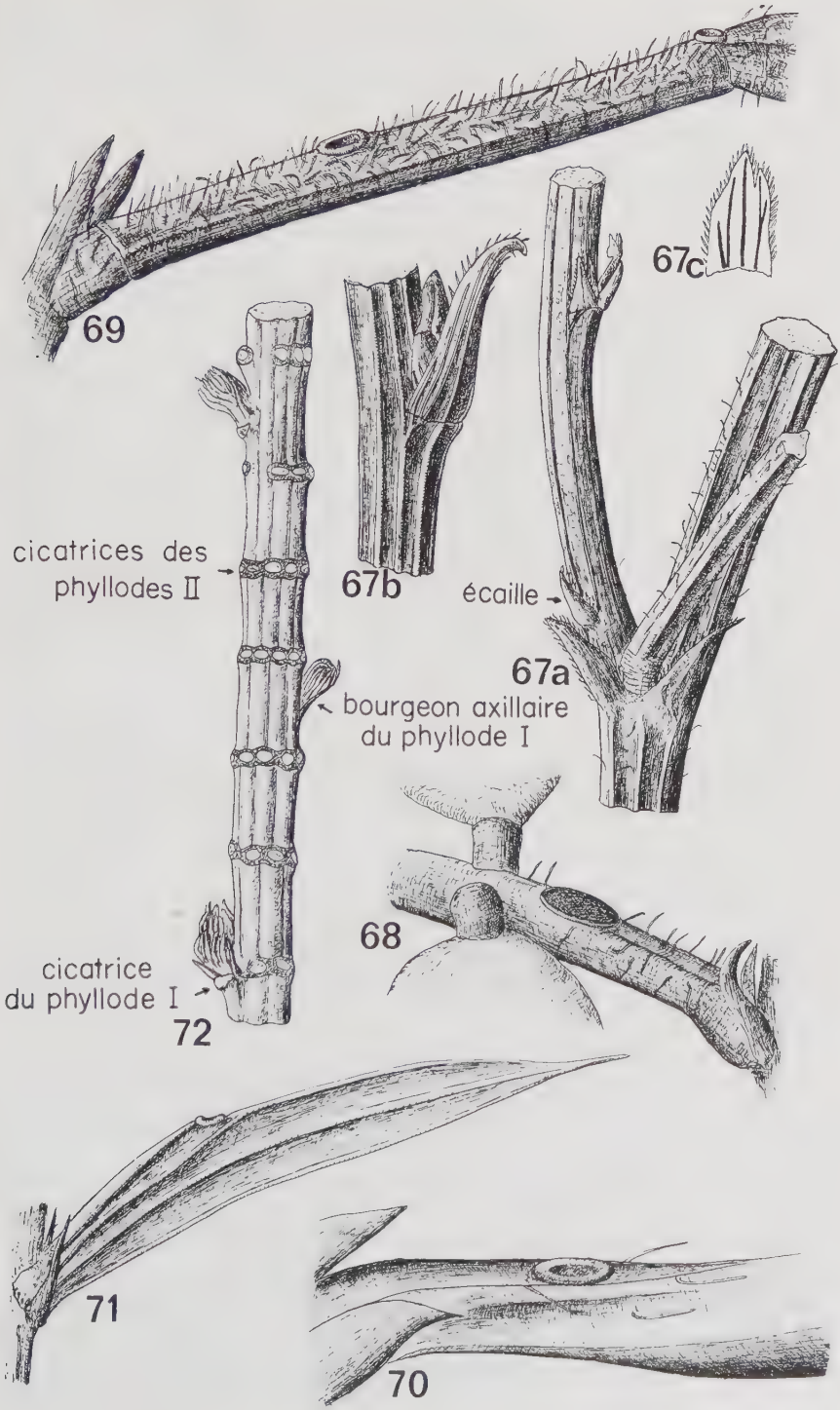
Le phyllode est en continuité avec des expansions aliformes de la tige. Il n'y a pas de *pulvinus* assurant l'articulation foliaire. Le

15. Cette différence dans le nombre de faisceaux des 2 types de traces foliaires nous a été aimablement confirmée par M. le professeur J. E. Loiseau.

Phyllodes et phylloclades.

Fig. 62 : *A. strongylophylla,* a : niveau 7e feuille; b : niveau 12e feuille; c : niveau 16e feuille (× 8). — Fig. 63 : *A. extensa,* a : sections du phyllode et du phylloclade au niveau 9e feuille; b: section du phyllode de l'adulte (×8). — Fig. 64 : *A. continua,* section du phyllode de la plantule âgée (× 8). — Fig. 65 : *A. triptera,* a : sections de la tige et du phyllode au niveau 6e feuille; b : sections de la tige et du phyllode au niveau 8e feuille; c : sections de la tige phyllocladisée et du phyllode au niveau 11e feuille (× 20). — Fig. 66 : *A. diptera,* a : phylloclade niveau 5e feuille; b : phylloclade et phyllode niveau 6e feuille; c : phylloclade et phyllode niveau 8e feuille (dessins effectués d'après 3 plantules différentes) (× 8).

Voir à la page 53 la planche correspondante


69
67c
67b
cicatrices des phyllodes II
écaille
67a
bourgeon axillaire du phyllode I
68
cicatrice du phyllode I
72
71
70

phyllode est donc très nettement décurrent. Dans les 3 espèces on voit s'établir progressivement cette décurrence au cours de l'ontogénie. En raison de l'intérêt de ces phénomènes nous analyserons successivement l'ontogénie de ces 3 espèces.

A. continua (*fig.* 64).

La jeune plantule forme 2 premières feuilles pennées, opposées ou subopposées, à 2 paires de folioles. Les feuilles suivantes sont bipennées, à 1 paire de pennes et 3-5 paires de folioles. On observe ainsi 9 à 16 feuilles bipennées à long pétiole. Celui-ci est creusé d'une légère gouttière sur son bord adaxial jusqu'aux 3^{e}-4^{e} feuilles. Il y a donc 2 nervures marginales adaxiales de part et d'autre de cette dépression linéaire. Au-delà de la 4^{e} feuille, le bord adaxial n'est plus en creux mais plat. Les 2 nervures adaxiales persistent au-delà du stade bipenné et sont présentes au stade phyllode. Le pétiole des 1res feuilles bipennées acquiert peu à peu une section subpentagonale par différenciation des 2 nervures marginales adaxiales auxquelles s'ajoutent, sur chaque face, une nervure principale plus proche du bord abaxial, et une nervure marginale abaxiale. Quand on se rapproche des feuilles phyllodinisées, cette section tend à s'aplatir faiblement dans le sens vertical tandis que la nervure principale devient médiane à submédiane. Les phyllodes apparaissent brutalement. Leur taille équivaut alors au 1/3 environ de la longueur du plus long pétiole des feuilles bipennées. Ils croissent légèrement ensuite. Ils sont épais, car faiblement aplatis verticalement, et tendent à devenir rigides. Les premiers apparus peuvent être encore articulés sur la tige, mais l'articulation disparaît sur les phyllodes suivants tandis que la décurrence sur la tige s'amorce. Mis en continuité avec les expansions aliformes de la tige, le phyllode peut acquérir une nervure supplémentaire entre la nervure principale et la nervure marginale abaxiale qui se prolonge dans cette expansion. Chaque feuille se prolonge ainsi au niveau d'une étroite excroissance caulinaire ailée. La tige est parcourue par des nervures parallèles qui deviennent progressivement plus saillantes.

A. triptera (*fig.* 65 a-c).

Sur la jeune plantule apparaissent successivement une feuille pennée à 2 paires de folioles puis 5-9 feuilles bipennées portant de 2 à 4 paires de folioles. Le pétiole s'aplatit progressivement tout en s'élargissant très sensiblement sur ces feuilles successives tandis que se différencie la nervation. Le limbe phyllodial se développe d'abord du côté adaxial. La nervure principale, excentrique, est alors doublée d'une nervure parallèle dans la partie adaxiale du limbe (*fig.* 65 b). Les premiers phyllodes ont généralement 5 nervures parallèles assez semblables et 2 nervures marginales adaxiale et abaxiale. Il peut apparaître par la suite de 7 à 12 nervures. Le

phyllode se termine en longue pointe qui devient piquante chez l'adulte. Sa longueur est assez peu différente de celle des pétioles des feuilles bipennées précédentes. Celles-ci sont articulées sur la tige mais le *pulvinus* perd progressivement de son importance sur les feuilles successives. Il disparaît lorsque le phyllode s'installe (*fig.* 65 c). Le limbe phyllodial est alors en continuité avec une expansion aliforme caulinaire dans laquelle une partie de ses nervures se prolonge. Chaque phyllode est ainsi décurrent sur la tige.

A. diptera (*fig.* 66 a, b, c).

La jeune plantule forme 2 premières feuilles pennées opposées, à 2 paires de folioles, suivies de 2 feuilles bipennées subopposées, à 2 paires de folioles (*fig.* 6). De ce groupe de feuilles longuement pétiolées et très rapprochées surgit une tige qui porte une 5e feuille plus ou moins distante des précédentes (entrenœud court ou long). Cette feuille a une structure variable. Elle peut être normalement bipennée à 2 paires de folioles et munie d'un long pétiole (plus long encore que celui des 4 premières feuilles) ou réduite brusquement à un pétiole très court, un peu aplati verticalement, mais peu élargi et portant des pennes mal développées (*fig.* 66 a). La phyllodinisation, souvent réalisée au stade 6e feuille (*fig.* 66 b), peut parfois n'intervenir qu'au stade 7e feuille, la 6e feuille étant alors partiellement phyllodinisée et porteuse de pennes atrophiées. La phyllodinisation apparaît donc brutalement. Toutefois il semble bien que l'apparition du limbe phyllodial se fasse dissymétriquement, du côté adaxial, suscitant en même temps la différenciation d'une nervure marginale adaxiale et d'une nervure principale pennée. La tige commence à s'aplatir entre les 4e et 5e feuilles. La phyllocladisation s'affirme très nettement entre les 5e et 6e feuilles (*fig.* 66 a, b). Elle s'établit donc en même temps que la phyllodinisation dans un plan unique (plan des 5e et 6e feuilles ou des 6e et 7e feuilles), oblique par rapport au plan des 2 premières feuilles. Le phyllode est alors décurrent (le *pulvinus* a disparu) et en continuité avec le phylloclade. Il ne constitue plus que des indentations triangulaires aiguës. Le développement simultané du phyllode et du phylloclade provoque un net accroissement du limbe abaxial du phyllode et d'une nervure marginale abaxiale qui se mettent en continuité avec le limbe du phylloclade (*fig.* 66 c). Celui-ci a une nervation pennée réticulée. Sa nervure principale a souvent un tracé légèrement en zigzag, chaque tronçon étant orienté alternativement à droite et à gauche vers les phyllodes successifs.

c) Espèce écailleuse : A. spinescens (fig. 67 a-c).

L'étude ontogénique de cette espèce est très intéressante pour comprendre le phénomène de lépidisation.

Les 2 premières feuilles sont pennées, subopposées à opposées, à 2 paires de folioles. Ensuite le jeune Acacia forme un nombre variable de feuilles bipennées (13 à 25 dans le lot étudié) à 1 paire de pennes et 2 à 6 paires de folioles. Les pétioles des 1res feuilles bipennées ont leur bord adaxial déprimé en gouttière et une nervation saillante extérieurement. On y distingue 2 nervures marginales adaxiales (de part et d'autre de la gouttière), 2 nervures principales (1 sur chaque face) et 1 nervure marginale abaxiale. Les pétioles des feuilles axillant un rameau écailleux n'ont plus qu'une nervure marginale adaxiale, la dépression en gouttière ayant disparu (*fig.* 67 a). Ils sont épais mais tendent à s'aplatir légèrement dans le sens vertical tout en s'élargissant faiblement.

Lorsque les feuilles bipennées disparaissent, la tige ne porte plus que des écailles brunes et coriaces qui se situent à l'emplacement théorique des feuilles bipennées et sont insérées sur un bourrelet nettement saillant. Ces écailles ne sont pas stipulées. A leur aisselle sont susceptibles d'apparaître des rameaux porteurs d'écailles ou de feuilles. A partir de la 9e feuille peuvent naître des rameaux axillaires portant soit des feuilles stipulées (bipennées normales ou atrophiées), soit des écailles.

Remarques sur les observations antérieures.

Les données de Cambage concernant le début, la fin et la durée de la phyllodinisation s'accordent globalement avec les nôtres. Il est intéressant de noter cette similitude malgré les différences probables entre les conditions de culture.

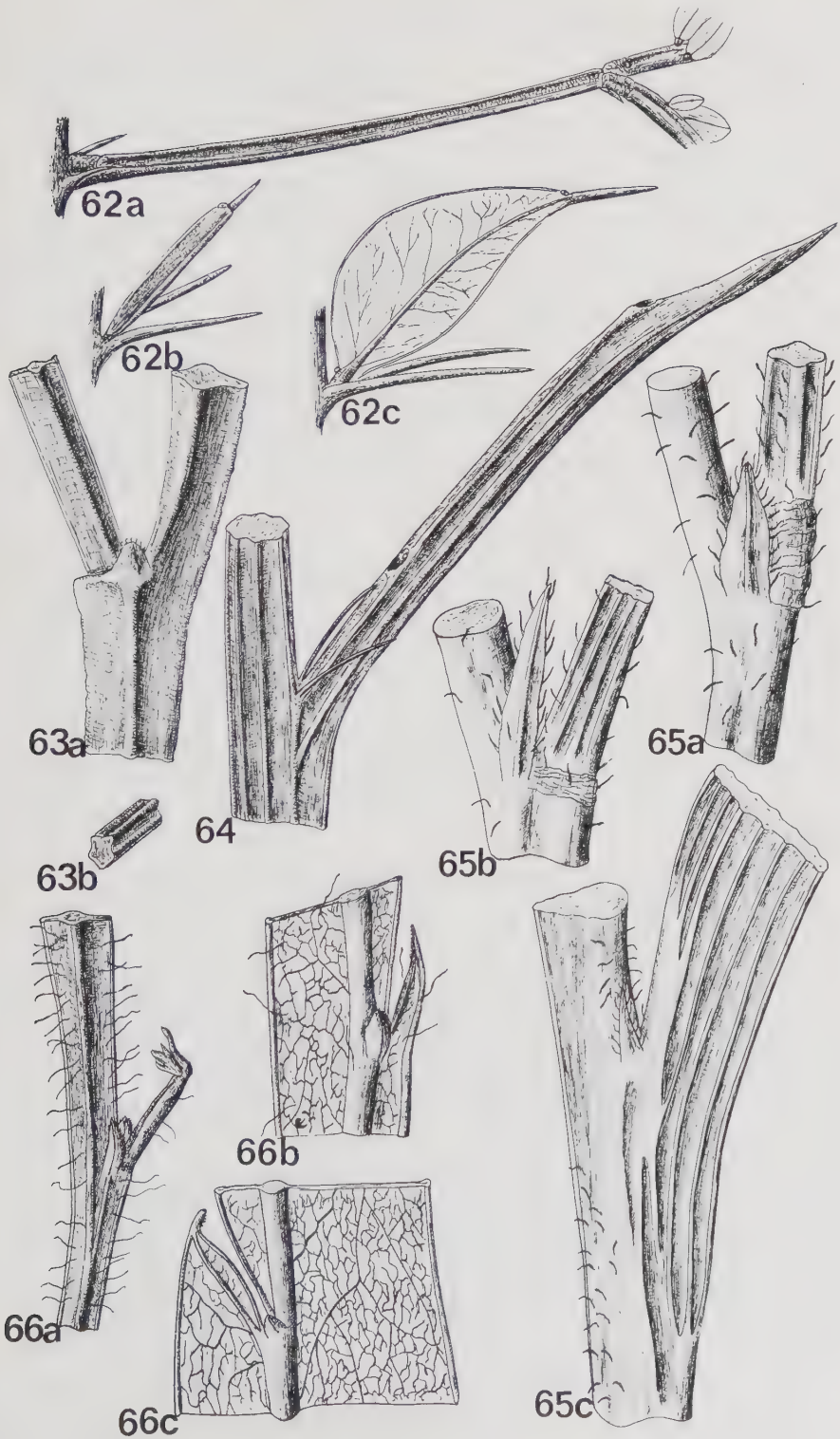
Le problème soulevé par Peters et Boke au sujet de l'existence d'une activité méristématique à la fois adaxiale et abaxiale ou uniquement adaxiale dans la formation du phyllode ne peut être résolu de façon définitive par la seule observation morphologique. Toutefois nous avons constaté, toutes les fois où la phyllodinisation n'était pas trop brutale, un développement préalablement dissymétrique du limbe phyllodial vers la face adaxiale. Cambage avait noté cela

---

Lepidisation, verticillation, et glandes foliaires.

Fig. 67 : *A. spinescens*, a : rameau écailleux à l'aisselle de la 8e feuille (× 8); b : écaille (× 20); c : nervation d'une écaille bifide (× 20). — Fig. 68 : *A. cyclopis*, glande pétiolaire au niveau 1re feuille (× 12). — Fig. 69 : *A. cyclopis*, glandes pétiolaires au niveau 2e feuille (× 12). — Fig. 70 : *A. saligna*, glande du phyllode (× 12). — Fig. 71 : *A. verticillata*, phyllode primaire glanduleux, représenté sans le bourgeon axillaire (× 12). — Fig. 72 : *A. verticillata*, cicatrices des phyllodes primaires et secondaires (× 5).

Voir à la page 49 la planche correspondante


62a
62b
62c
63a
63b
64
65a
65b
65c
66a
66b
66c

aussi. Or, dans beaucoup de cas, et notamment chez les Acacias uninervés, la nervure médiane unique, d'abord proche du bord abaxial, devient peu à peu médiane à submédiane par développement d'un limbe abaxial. Cela contredit l'affirmation de Boke pour lequel la nervure médiane du phyllode est proche de la marge abaxiale. En fait Boke n'a observé que 2 espèces plurinervées et généralise très hâtivement. Nous avons plus haut classé ces 2 espèces (*A. longifolia, A. melanoxylon*) dans un groupe où nous n'avons pu reconnaître sur l'adulte une nervure principale. Il est donc probable que dans ce groupe d'espèces le limbe phyllodial adulte est dissymétrique. Mais les observations de Peters nous paraissent confirmées dans le cas des Acacias uninervés.

Nous considérons enfin que les phyllodes secondaires d'*A. verticillata* sont d'authentiques phyllodes bien que leur innervation soit légèrement différente à la base. Les structures anatomiques des 2 types de phyllodes (au-delà de l'insertion) sont en fait très voisines.

ANALYSE CRITIQUE DE LA VALEUR DU PHYLLODE[16].

Avant de faire cette analyse critique il est nécessaire de présenter le détail des argumentations en présence. Nous citerons essentiellement les auteurs qui ont procédé à une étude morphologique précise de ce problème, en l'occurrence Flechter et Cambage (publications de 1920). La question de la valeur du phyllode est pour une part liée à celle de l'origine de la paire proximale de pennes de la feuille bipennée. Nous analyserons ainsi sucessivement les 2 problèmes en donnant dans chaque cas notre propre interprétation.

a) Origine de la paire proximale de pennes de la feuille bipennée.

α. Argumentation de Flechter.

La paire de pennes unique des premières feuilles bipennées de la plantule est l'homologue de la paire distale de folioles de la 1re feuille pennée. Ainsi, le « pétiole » de cette feuille bipennée correspond à l'ensemble pétiole-rachis de la feuille pennée (voir schémas, *fig.* 73 a, b, c). La succession des paires de pennes au cours du développement des feuilles bipennées est donc *basipète*.

Il appuie cette théorie sur la présence de la « *seta terminalis* » (que nous avons appelée « languette terminale ») qui se situe à la fois à l'extrémité de l'ensemble pétiole-rachis de la feuille pennée et du « pétiole » de la feuille bipennée à une paire de pennes. Pour

16. Nous passerons sur l'interprétation (non défendable) de Morren citée plus haut.

lui, « *due recognition of the meaning and significance of the terminal setae... is the key to the understanding of euphyllodes* »[17].

β. **Argumentation de** CAMBAGE.

Elle est basée sur un fait d'observation. Cet auteur remarque des feuilles « tripennées » (voir note 12), sur un drageon d'*A. dorothea* [1917], et aux niveaux 1re, 2e et 3e feuilles, respectivement chez les *A. floribunda*, *stenophylla* et *difformis*. Il déclare « *The first pair of pinnae of a bipinnate leaf correspond with the basal rather than the apical pair of leaflets of the first or simply pinnate leaf* » (voir schémas, *fig.* 73 A, B). Sa conclusion rejoint celle que PRESTON avait formulée en 1902 après une observation du même ordre sur *A. leprosa* (paire proximale de folioles de la feuille pennée remplacée par une paire de pennes).

FLECHTER déclare n'avoir jamais observé des feuilles mixtes du type décrit par CAMBAGE et PRESTON, et persiste à penser qu'il s'agit là d'une interprétation erronée.

γ. **Discussion et interprétation personnelle.**

Nous signalons plus haut 6 espèces (mode mixte 2-3) dont les folioles proximales de la 1re feuille pennée peuvent être, complètement ou partiellement, transformées en pennes (*cliché* 14, *Pl.* (III)) et 6 espèces (mode mixte 1 B-2) à 2e feuille plus ou moins complètement bipennée du côté proximal et pennée du côté distal (*clichés* 13, 14, 17, *Pl.* (III) (IV)). Nous notons par ailleurs, chez *A. koa* (*cliché* 16, *Pl.* (IV)) et *suaveolens* la présence éventuelle de 4es feuilles pennées mais à folioles proximales remplacées par des pennes (*fig.* 73 A′), la languette terminale étant située à l'extrémité du rachis primaire.

La conception de PRESTON et CAMBAGE trouve donc un nouvel appui dans nos propres observations. La paire proximale de folioles de la feuille pennée semble bien être l'homologue de la paire de pennes unique de la feuille bipennée suivante (*fig.* 73 A, B).

Mais ne peut-on pas objecter que le pétiole de la feuille bipennée est souvent nettement plus long que celui de la feuille pennée qui la précède? et que par conséquent il y a là une justification possible de l'idée de FLECHTER selon laquelle le pétiole de la feuille bipennée est égal à la somme pétiole-rachis de la feuille pennée? En réalité,

---

17. Les conceptions des auteurs diffèrent quant à l'interprétation de cette languette terminale. FLECHTER la considère comme l'équivalent d'une foliole avortée au niveau de la feuille pennée et d'une penne terminale avortée sur les feuilles bipennées. Sans indiquer à quelle feuille ils se réfèrent GOEBEL [1932], MANN [1894] et TROLL [1967], la considèrent comme l'équivalent du limbe total d'une feuille alors que CATALANO [1935] et BOKE [1940] y voient une foliole terminale avortée.

on constate très souvent (nous l'avons dit plus haut) un accroissement parfois très net de la longueur du pétiole sur les feuilles composées successives. La différence de dimensions entre les pétioles des 1re et 2e feuilles n'a donc rien de surprenant. D'autre part, on observe quelquefois des plantules où la première feuille bipennée apparue « hésite » encore semble-t-il entre le type penné et le type bipenné; elle a un pétiole de longueur analogue à celle de la feuille pennée précédente et porte des pennes à folioles de très petite taille. Il apparaît aussi parfois une 2e feuille pennée réduite à une paire de folioles et dont le pétiole est identique à celui de la feuille pennée qui la précède (voir à ce sujet les variations individuelles, chez *A. confusa, cliché* 20, *Pl.* (V)).

Nous estimons donc que la conception de Flechter sur l'origine de la paire de pennes de la 1re feuille bipennée ne peut être confirmée par les faits. Il faut admettre que l'apparition des paires de pennes successives est non pas basipète mais *basifuge* (*fig.* 73 A, B, C). Cela suppose une disparition du rachis de la feuille pennée dès l'apparition de la feuille bipennée à une paire de pennes, puis une réapparition progressive d'un rachis sur lequel s'insèrent un plus ou moins grand nombre de paires de pennes. Dans ce processus, la languette terminale de la feuille pennée vient en contact avec le pétiole lorsque le rachis disparaît; elle est reportée ensuite à l'extrémité du rachis si un rachis se développe de nouveau.

Cette conception peut être illustrée par les observations de Cambage. Cet auteur décrit en effet chez les *A. buxifolia* et *pycnantha* [1917] des feuilles d'aspect « tripenné » (voir note 12) où 3 pennes s'insèrent presque au même point à l'extrémité d'un pétiole. La languette terminale se situe à proximité de leur point d'attache. Ces feuilles à 3 pennes (non comparables à celles qui ont été citées précédemment) appartiennent à une feuille bipennée à paire distale réduite à une penne et à rachis très court ou nul. Il s'agit donc là, vraisemblablement, d'un stade intermédiaire entre les feuilles bipennées à 1 et 2 paires de pennes montrant l'amorce, avortée, du développement d'un nouveau rachis (*fig.* 73 B').

b) Valeur du phyllode.

α. Argumentation de Flechter.

Pour Flechter, le rachis de la 1re feuille pennée ne disparaissant pas, le phyllode provient de l'ensemble pétiole-rachis. Les phyllodes longs ont la potentialité « nombreuses paires de pennes » et les phyllodes courts ou très courts la potentialité « faible nombre de paires de pennes ou une paire de pennes ». Flechter illustre son interprétation par des clichés de feuilles mixtes, mi-phyllodi-

nisées, mi-bipennées (*A. implexa, suaveolens*), manifestations d'un retour partiel à l'état bipenné (« reversion-foliage »).

β. Argumentation des auteurs en faveur de l'origine pétiolaire du phyllode.

Aucune argumentation détaillée n'est développée par les auteurs. Cambage se contente d'affirmer cette interprétation sans la discuter ni la relier au problème de la persistance ou de la disparition du rachis de la feuille pennée.

γ. Discussion et interprétation personelle.

Si l'on considère, comme nous le faisons plus haut, l'axe de la feuille bipennée à une paire de pennes comme un pétiole, il faut bien admettre que le phyllode qui apparaît ensuite, après disparition de la paire de pennes, est l'équivalent du pétiole. Dans ce cas, il semble bien que la phyllodinisation empêche l'apparition d'un nouveau rachis porteur de plusieurs paires de pennes. Mais, nous l'avons dit, un rachis peut exister dans quelques espèces et se phyllodiniser à son tour. Existe-t-il donc des phyllodes uniquement pétiolaires et des phyllodes dus à la modification de l'ensemble pétiole-rachis? Pour répondre à cette question il est nécessaire d'étudier de plus près les deux hypothèses, et de rechercher dans quelle mesure l'une ou l'autre peut être étayée par l'observation des phénomènes de phyllodinisation retardée ou de retour au stade bipenné.

Nous avons cherché, dans les deux théories, à préciser les diverses étapes morphologiques qu'elles impliquent et qui conduisent de la feuille bipennée au phyllode, puis de nouveau, parfois, à la feuille bipennée. Chaque interprétation suppose à notre sens les diverses phases représentées dans la figure 73.

Pour notre argumentation et le développement des théories nous nous basons sur les faits d'observation essentiels suivants :

— lorsque l'intensité de la phyllodinisation augmente sur une plantule déjà parvenue au stade bipenné à plusieurs paires de pennes, le nombre de paires de pennes diminue jusqu'à disparition complète de celles-ci (*cliché* 25, *Pl.* (VI));

— le rachis primaire des feuilles bipennées est phyllodinisé mais généralement moins que le pétiole (*clichés* 25, 26, *Pl.* (VI)).

1re hypothèse : Le phyllode provient de l'ensemble pétiole-rachis (*fig.* 73 a, b, c, d, e, f, g, h).

Le rachis primaire est peu à peu, ou brutalement parfois, gagné par la phyllodinisation. Au fur et à mesure que celle-ci s'intensifie les pennes disparaissent de la base vers le sommet (disparition

basifuge). La dernière paire de pennes qui disparaît correspond à la paire distale de pennes. Le pétiole n'a joué ici aucun rôle particulier. Il s'est phyllodinisé mais sa longueur s'est peu modifiée. Si l'intensité de la phyllodinisation diminue, après formation des phyllodes, il y a retour à des types foliaires bipennés légèrement phyllodinisés. Il est alors logique de penser que ce retour se fait d'abord à l'apex du rachis, c'est-à-dire en sens basipète, inverse de celui du processus de phyllodinisation (*fig.* 73 g, h).
La dernière paire de pennes réapparue est alors la paire proximale. L'ensemble pétiole-rachis ayant persisté tout au long de ces deux phénomènes, les pennes retrouvent théoriquement sur le rachis l'emplacement qu'elles ont sur les feuilles bipennées vraies qui précèdent le phyllode. Elles doivent ainsi normalement être réparties de façon régulière sur le rachis (interpennes de longueurs voisines).

2e *hypothèse* : le phyllode provient du pétiole seul (*fig.* 73 A, B, C, D, E, F, G, H).

Le rachis primaire est plus ou moins gagné par la phyllodinisation. Le pétiole phyllodinisé s'allonge peu à peu sur les feuilles successives tandis que les pennes disparaissent dans un ordre basipète (la dernière paire disparue étant la paire proximale) et que le rachis perd de son importance. A la limite, les pennes ont disparu

---

Fig. 73. — Valeur du phyllode.

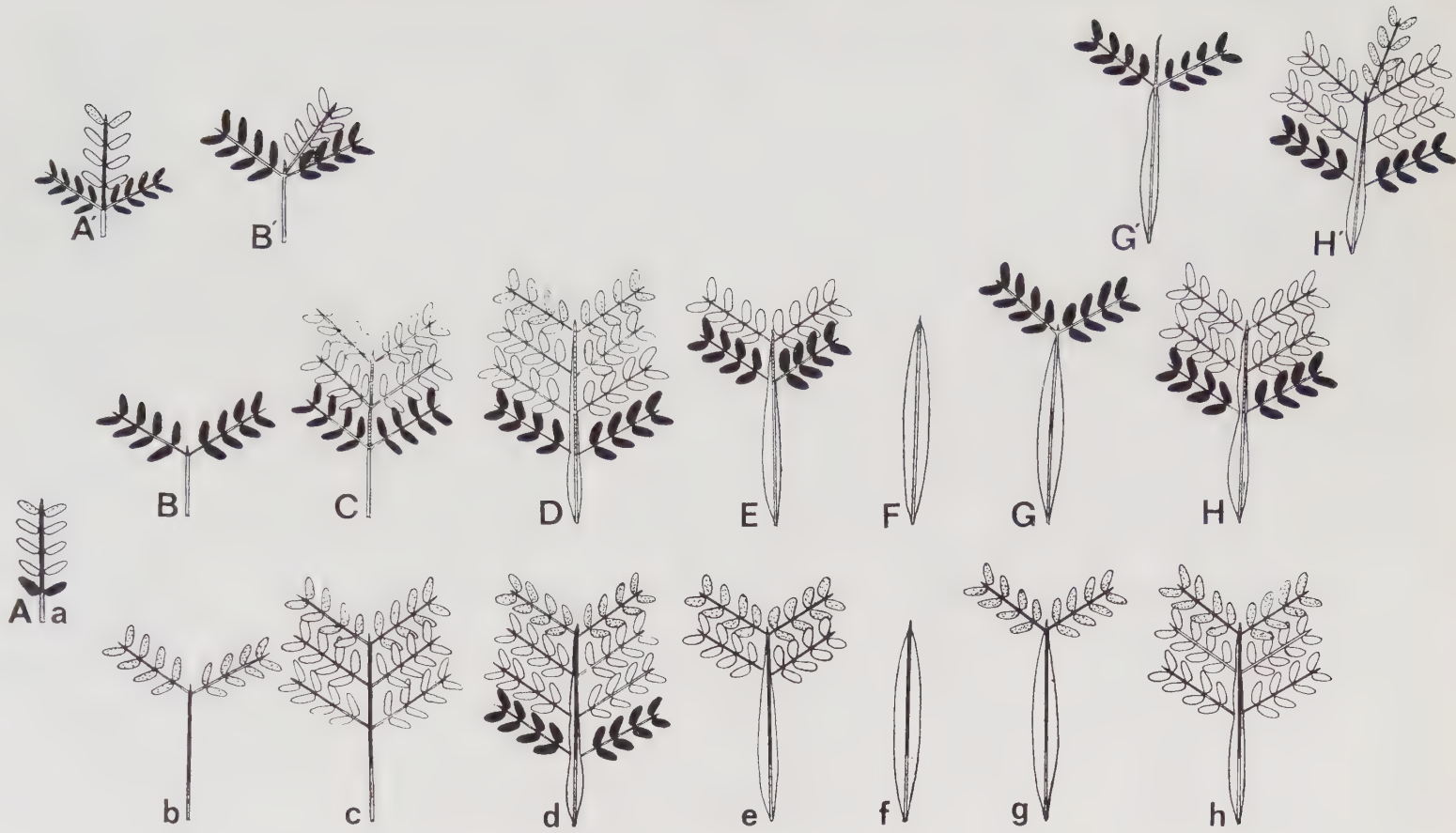
Stades théoriques de la bipennation, de la phyllodinisation, et du retour au stade bipenné dans les 2 théories.

A-H : *Phyllode d'origine pétiolaire.* Formation d'une paire de pennes homologue de la paire proximale de folioles de la feuille pennée (A-B); formation d'un nouveau rachis et apparition basifuge des pennes (C-D); phyllodinisation avec disparition progressive du rachis et des paires de pennes en ordre basipète (D-E-F); retour au stade bipenné avec réapparition progressive du rachis et des paires de pennes en ordre basifuge (G-H).

a-h : *Phyllode provenant du pétiole et du rachis.* Formation d'une paire de pennes homologue de la paire distale de folioles de la feuille pennée (conservation du rachis) (a-b); apparition basipète des paires de pennes (c-d); phyllodinisation avec conservation du rachis et disparition basifuge des paires de pennes (d-e-f); retour au stade bipenné par réapparition progressive basipète des paires de pennes sur le rachis (g-h).

A', B', G', H' : interprétation, dans le cadre de la succession A-H, des types foliaires mixtes.

Les folioles et pennes proximales sont représentées en noir; les folioles et pennes distales sont représentées en pointillés.


A´
B´
G´
H´
B
C
D
E
F
G
H
A
a
b
c
d
e
f
g
h

ainsi que le rachis tandis que le pétiole a acquis une longueur au moins égale à celle de la feuille bipennée.
Lors de la diminution de l'intensité de la phyllodinisation, il est logique d'admettre un processus inverse de réapparition des pennes (ordre basifuge) entraînant un nouveau développement du rachis tandis que le pétiole retrouve une longueur d'autant plus faible que le nombre de paires de pennes réapparues est plus grand (*fig.* 73 G, H). La dernière paire de pennes apparue est distale.

A l'appui de la 1re hypothèse, on peut proposer quelques faits.

Le rachis primaire a une tendance très nette à se phyllodiniser sur les feuilles précédant le phyllode vrai (argument déjà évoqué).

Le phyllode a approximativement la longueur de l'ensemble rachis-pétiole de la feuille voisine bipennée (*clichés* 22, 26, *Pl.* (V) (VI)).

Les phyllodes des *A. podalyriaefolia* et *rubida* peuvent porter deux glandes dont l'une est située dans la moitié supérieure. Or les feuilles bipennées de ces deux espèces portent également deux glandes. On remarquera cependant que les variations de longueur d'un pétiole (phyllodinisé ou non) peuvent être très importantes d'une feuille à une autre feuille voisine. L'argument « longueur du phyllode » n'est donc pas nécessairement valable. Troll [1967] insiste d'ailleurs sur la grande activité méristématique de l'extrémité apicale du phyllode. L'existence de deux glandes sur les phyllodes des *A. podalyriaefolia* et *rubida* peut constituer un argument plus difficilement réfutable. Notons cependant que, si la glande de la moitié supérieure du phyllode correspond à une glande du rachis, il serait donc logique de retrouver parfois deux à trois glandes dans cette partie du limbe chez *A. rubida.*
D'autre part nous n'avons observé qu'une glande d'origine pétiolaire près de la base du phyllode chez *A. koa* alors que le rachis de la feuille bipennée peut en porter deux[18].

Pour clarifier encore cette question nous avons étudié de plus près les stades intermédiaires entre feuille bipennée et phyllode. Nous avons ainsi constaté sur certains types foliaires mixtes d'*A.*

---

18. Pour sa part, Hardy [1912], dans une étude sur la distribution des glandes foliaires chez les Acacias, a recherché sur les feuilles de transition (légèrement phyllodinisées) la présence de glandes sur le rachis primaire. Il déclare : « *In all cases examined by me the gland was situated at or near the base, and none was found along the rachis, from which it might appear that, in the reduction of the bipinnate leaf to the bare phyllode, there is, in the evolutionary process a precedent loss of the rachial glands* ».

heterophylla (retour au stade bipenné) des paires de pennes insérées très près les unes des autres, et, sur quelques feuilles, une penne donnant l'impression d'être terminale s'insérant au même point que la paire de pennes située immédiatement au-dessous (*cliché* 24, *Pl.* (V)). Dans ce cas la languette terminale est située près de l'insertion des trois pennes groupées. Une observation de même signification a été faite sur *A. retinodes*. Ici, la feuille acquiert deux paires de pennes au maximum, son rachis primaire se phyllodinise légèrement. Sur une plantule nous avons observé un retour au stade bipenné à une paire de pennes avec conservation partielle du rachis primaire sous forme d'un axe court terminé par la languette. Un cas analogue a été remarqué chez *A. urophylla* (*cliché* 12, *Pl.* (III)) : sur une 6e feuille, le rachis est développé et même partiellement phyllodinisé mais ne porte aucune paire de pennes. Si l'on examine d'autre part les clichés proposés par Flechter pour son argumentation, on s'aperçoit que des feuilles mixtes d'*A. implexa* (« reversion foliage ») à une ou plusieurs paires de pennes

— peuvent porter, au-delà de la paire distale de pennes, un rudiment de rachis, long et filiforme (voir la figuration théorique de ce cas, *fig.* 73 G'),

— sont parfois terminées par une penne impaire, la languette terminale étant proche de l'insertion du groupe des trois pennes terminales (voir figuration théorique de ce cas, *fig.* 73 H'). Ce dernier exemple est identique à celui que nous avons indiqué précédemment chez *A. heterophylla*.

L'existence possible d'une partie terminale de rachis non développée n'est pas conciliable avec la 1re hypothèse où il ne peut en effet être question de rachis vestigial (tout le rachis devrait participer à la réalisation d'une partie du phyllode). De même cette hypothèse ne peut s'accommoder de l'existence d'entre-pennes raccourcis, voire même nuls, qui devraient au contraire conserver la même importance que sur la feuille bipennée typique.

Ces différents cas semblent prouver que le retour des pennes s'effectue vers l'apex (ordre d'apparition basifuge). Cette réapparition due à une « poussée » plus ou moins forte, antagoniste de la phyllodinisation, suscite des « hésitations » dans la reconstitution d'un rachis (rachis avorté, entrepennes courts). La 1re paire de pennes réapparue serait donc proximale. Lorsque les paires proximales sont remplacées par des folioles parfois impaires ou par des pennes courtes (clichés de Flechter sur *A. suaveolens*) on peut penser que la tendance phyllodinisante, plus forte à proximité du pétiole, empêche le complet développement des pennes proximales. Les observations sont donc en mesure d'étayer la 2e hypothèse.

La glande observée dans la moitié supérieure du pétiole chez les *A. podalyriaefolia* et *rubida* correspondrait donc à une néoformation secondaire.

Au total, cette conception admet le processus ontogénique suivant:

— développement d'une paire de pennes homologue de la paire de folioles proximale de la feuille pennée et disparition du rachis de la feuille pennée;

— développement possible d'un nouveau rachis portant des pennes en succession basifuge suivie de la disparition progressive de ce rachis et des pennes qu'il porte sous l'influence de la phyllodinisation.

VALEUR DE L'ÉCAILLE CHEZ A. SPINESCENS.

Deux faits importants ont déjà été notés : ces écailles ne sont pas stipulées, occupent l'emplacement théorique des feuilles bipennées.

Les écailles sont-elles alors des feuilles modifiées?

Notons d'abord que les écailles et les stipules ont un aspect analogue. Si on compare les trajets des faisceaux conducteurs qui pénètrent d'une part dans les stipules et la feuille bipennée et d'autre part dans l'écaille, on constate les faits suivants.

— 3 cordons vasculaires saillants sur la tige ou les rameaux, alimentent les stipules et la feuille bipennée. Les deux cordons externes innervent chaque stipule en se fractionnant le plus souvent en trois faisceaux. (*fig.* 67 a).

— Ces mêmes cordons vasculaires innervent l'écaille (*fig.* 67 b). Par éclaircissement de l'écaille il apparaît que la nervure médiane correspond bien au prolongement du cordon vasculaire médian de la tige; les cordons externes se subdivisent généralement en 2-3 faisceaux innervant le limbe de l'écaille.

— Dans quelques cas on observe des écailles bifides (*fig.* 67 c), à deux lobes dissymétriques, l'un renfermant la nervation stipulaire, l'autre le cordon vasculaire foliaire et les nervures de l'autre stipule.

L'écaille possède donc l'ensemble de la nervation des stipules et de la feuille. Elle correspond vraisemblablement à la coalescence feuille-stipules. Puisqu'il existe des écailles bifides dissymétriques, il ne serait pas illogique d'observer des écailles trifides provenant d'une soudure incomplète des trois éléments.

4. GLANDES FOLIAIRES.

Certains auteurs préfèrent appeler ces organes « nectaires extrafloraux » (Straburger, 1902; Maiden, 1915; Zimmerman, 1932; Catalano, 1934), ou simplement « orifices » (« vents » de Kelly, 1913).

Pour Kelly, ces glandes n'ont pas de fonction (actuellement du moins). Cambage [1920] au contraire, remarque, plus spécialement chez les Acacias *Uninerves*, une substance mielleuse recherchée par deux espèces de fourmis. La présence d'un tissu sécréteur ne paraît pas douteuse (Zimmerman, 1932; Boke, 1940). Nous n'avons cependant pas fait d'investigations de détail à ce sujet et réservons notre opinion.

L'origine de ces glandes est discutée. Kelly [1913] émet l'hypothèse qu'il pourrait s'agir de stipules non développées ou avortées. Pour Catalano [1934] elles proviendraient de la modification des stipelles. Cette dernière interprétation est intéressante. Il faudrait, pour l'accréditer, observer des stipelles aberrantes ou modifiées. Or nous n'avons fait aucune observation dans ce sens ni d'ailleurs jamais observé de stipelles chez les Acacias à phyllodes. En raison de « *la variété de leur signification et des processus morphogénétiques dont elles sont issues* » (Schnell, 1969), les glandes foliaires posent des problèmes que seules des études spécialisées sont susceptibles de résoudre.

Hardy [1912] a étudié, sur un assez grand nombre d'espèces, la situation des glandes foliaires sur les phyllodes de l'adulte.

Cambage [1920] donne brièvement quelques indications générales portant sur une trentaine d'espèces et concernant le degré de précocité des glandes sur les feuilles de la plantule.

Observations personnelles.

Nos observations ont porté sur la situation, le stade d'apparition et la morphologie des glandes.

Ces glandes n'ont pas été observées sur les feuilles composées et phyllodinisées des jeunes *A. acinacea, acuminata, amblygona, brachystachya, confusa, coolgardiensis, craspedocarpa, diptera, grasbyi, kempeana, oxycedrus, sowdeni* et *spinescens*. Elles existent pourtant près de la base des phyllodes de l'adulte chez les *A. acinacea* et *confusa*. L'examen des herbiers ou dessins originaux (de F. von Mueller notamment), ainsi que les diverses diagnoses permettent de confirmer par contre l'absence des glandes jusqu'aux adultes chez les *A. acuminata, amblygona, craspedocarpa, diptera kempeana, oxycedrus* et *spinescens*.

a) **Stade d'apparition et situation des glandes.**

Lorsqu'elles existent dans une espèce donnée, les glandes foliaires peuvent apparaître dès les feuilles de jeunesse. Elles se manifestent, soit à partir des feuilles composées, soit plus tardivement à partir des premiers phyllodes. Tous les individus, ou les feuilles homologues d'un même lot, n'en sont pas nécessairement pourvus. Par ailleurs leur nombre et leur situation varient fréquemment sur les feuilles homologues de plantules appartenant à une même population.

Nous n'avons observé aucune glande sur les rachis (secondaires) des pennes des feuilles bipennées ainsi que sur le rachis (primaire) des feuilles pennées. Les glandes apparaissent sur le pétiole des feuilles pennées et bipennées, sur le rachis primaire des feuilles bipennées à plusieurs paires de pennes ainsi que sur les phyllodes.

α. **Glandes pétiolaires (stade foliaire penné à bipenné).**

Elles n'ont pas été observées chez les *A. decora, doratoxylon, farinosa, iteaphylla, notabilis, peuce, rossei, sowdeni, stenophylla, stricta, strongylophylla, subporosa, tetragonophylla, triptera, ulicifolia* et *wattsiana,* car elles n'apparaissent qu'au stade phyllode.

Elles sont parfois présentes dès la 1re feuille pennée (ou dès le couple de 1res feuilles pennées) chez les *A. cyclopis* (*fig.* 68), *extensa, falciformis, linifolia, podalyriaefolia, pycnantha, rubida.*

Si elles n'apparaissent pas au stade penné, elles peuvent être observées dès la 1re feuille bipennée, c'est à dire souvent à partir de la 2e feuille de la plantule, et sauf exception (*A. victoriae*), avant la 10e feuille.

Le pétiole porte généralement une seule glande. Sur les 1res feuilles celle-ci se situe souvent vers le milieu ou dans la moitié supérieure du pétiole; elle apparaît même parfois près de l'intersection de la paire unique ou proximale de pennes : c'est le cas chez les *A. buxifolia, continua, dodonaeifolia, hispidula, implexa, podalyriaefolia, rubida, urophylla* et *verticillata.*

La glande des 1res feuilles peut par contre apparaître dans le 1/4, ou le 1/5e inférieur du pétiole chez les *A. calamifolia, falciformis, gracilifolia, graffiana, ligulata, microbotrya, pycnantha, saligna, suaveolens* et *vestita.* Si la glande ne se manifeste que plus tard (à partir de la 20e feuille chez *A. victoriae*) elle est proche de la base du pétiole. Il y a donc, d'une manière générale, migration de la glande pétiolaire vers la base du pétiole sur les feuilles bipennées successives.

Le pétiole d'*A. cyclopis* (*fig.* 69) porte parfois deux glandes :

— une glande pétiolaire proprement dite, médiane sur la 1re

feuille (pennée), et située dans la moitié inférieure du pétiole sur les feuilles bipennées suivantes,

— une glande pétiolaire « distale » à l'intersection de la paire de pennes, possible dès la 2e feuille, présente ou absente ensuite sur les feuilles bipennées suivantes.

β. Glandes du rachis primaire des feuilles bipennées.

Elles sont rares étant donné que le stade bipenné à plusieurs paires de pennes n'est pas atteint dans la plupart des espèces.

Ainsi ont été observées isolément sur quelques plantules :

— une glande à l'intersection de la paire distale de pennes chez *A. podalyriaefolia* (5e feuille à trois paires de pennes),

— une glande près de l'intersection de la paire distale de pennes puis deux glandes sur les feuilles suivantes dans les portions de rachis comprises entre les trois dernières paires de pennes chez *A. koa* (à partir de la 18e feuille),

— une à deux glandes aux intersections des paires distales de pennes ou dans les portions de rachis comprises entre les trois dernières paires de pennes, accompagnées éventuellement d'une glande située à l'intersection de la paire proximale de pennes, chez *A. rubida* (dès l'apparition de feuilles à plusieurs paires de pennes).

La glande de la paire proximale de pennes chez *A. rubida* a probablement même valeur que la glande pétiolaire distale d'*A. cyclopis*.

γ. Glandes des phyllodes.

Les premiers phyllodes apparus sont fréquemment glanduleux, surtout si les feuilles bipennées précédentes le sont déjà. Très souvent le phyllode ne porte qu'une seule glande. Celle-ci est l'homologue de la glande pétiolaire si l'on suit l'interprétation formulée plus haut. Sa migration progressive vers le *pulvinus* peut continuer encore sur les phyllodes successifs (*fig.* 70) si celle-ci n'est pas terminée dès les feuilles bipennées. Il est cependant des cas, assez rares, où l'on observe successivement des glandes dans la moitié inférieure puis dans la moitié supérieure du phyllode (*A. tetragonophylla, wattsiana*).

D'autre part la glande peut se stabiliser entre le quart ou le milieu du phyllode, notamment chez les *A. buxifolia, continua* (*fig.* 64)[19], *cultriformis* (à la pointe du triangle phyllodial), *podalyriaefolia, tetragonophylla, verticillata* (*fig.* 71), *wattsiana*. Mais

19. Pour *A. continua*, cette situation de la glande a été observée sur le jeune arbre ayant déjà formé une trentaine de phyllodes. Nous n'avons pu vérifier sur herbier adulte si cette position demeurait stable.

la position de ces glandes est souvent sujette à de nettes fluctuations sur le même individu.

Parfois le phyllode porte plusieurs glandes. Ainsi, *A. buxifolia, continua* (*fig.* 64), *dodonaeifolia, extensa, gracilifolia, podalyriaefolia, rubida,* ont plus ou moins fréquemment des phyllodes à deux glandes, une dans la moitié inférieure (glande homologue de la glande unique précédemment évoquée), et une dans la moitié supérieure (ou même deux dans certains cas chez *A. buxifolia*). Chez *A. peuce* on peut observer plusieurs glandes de tailles variables.

Nota. — Chez *A. verticillata* la glande n'apparaît guère que sur les phyllodes que nous avons précédemment qualifiés de « primaires ».

b) Morphologie des glandes.

Nous ne ferons pas de distinction entre les types de glandes qui viennent d'être situés sur la feuille. En effet sur une même plantule ces glandes se ressemblent beaucoup, bien que leur taille respective puisse être légèrement différente (comparer à ce sujet les deux glandes pétiolaires d'*A. cyclopis* dans la *fig.* 69).

Elles sont fréquemment elliptiques (*fig.* 68-70), plus rarement subcirculaires. Elles peuvent être étroitement oblongues (*A. peuce*) mais la forme est susceptible de varier sur un même individu : ainsi chez *A. linifolia* se succèdent des glandes elliptiques oblongues puis elliptiques et enfin subcirculaires.

Elles ont l'aspect de petites verrues, de nids, de disques plats ou peu creusés (*fig.* 68-71). Lorsqu'elles sont très peu saillantes elles apparaissent parfois légèrement enfoncées dans les tissus du pétiole ou du phyllode.

Leur longueur dépend globalement des dimensions générales de la feuille. En général, elle oscille entre 0,1 et 1 mm. Les plus petites glandes ont été rencontrées chez *A. rotundifolia* (0,05-0,1 mm) et les plus grandes sur les phyllodes d'*A. saligna* (1-2 mm).

Elles sont dans quelques cas disposées obliquement car légèrement orientées vers l'apex de la feuille (*A. continua, rubida, verticillata, fig.* 71).

Leur couleur est le plus souvent verdâtre à brunâtre, rarement rougeâtre, au moins sur les premières feuilles (*A. cultriformis, elongata, falciformis, rubida*).

Remarques sur les observations de Hardy et Cambage.

Hardy signale un fait, que nous avons nous-mêmes constaté, à savoir la variabilité de situation des glandes dans certaines espèces. Il note une corrélation légère entre les dimensions du phyllode et la position de la glande (glande plus proche de la base du phyllode

lorsque celui-ci est long et étroit). Valable pour quelques espèces cette remarque ne nous paraît pas mériter d'être généralisée.

Les observations de CAMBAGE sont dans l'ensemble en accord avec les nôtres en ce qui concerne la précocité des glandes. Ainsi avait-il notamment remarqué la présence des glandes dès la 1re feuille pennée chez les *A. extensa, falciformis, linifolia, podalyriaefolia, pycnantha* et *rubida*.

HARDY et CAMBAGE n'apportent cependant pas de précisions morphologiques (ni dessin, ni description) et ne donnent aucune indication concernant la position des glandes sur les feuilles successives.

G. PHYLLOTAXIE DES PREMIERES FEUILLES

Les documents font pratiquement défaut en ce qui concerne la phyllotaxie des Acacias à phyllodes. CAMBAGE s'est contenté de donner la position respective des deux premières feuilles, toujours opposées d'après lui, lorsque celles-ci sont pennées. Seul le problème de la phyllotaxie d'*A. verticillata* a attiré l'attention. GOEBEL [1905], après avoir réfuté l'hypothèse de HOFMEISTER [1868] citée plus haut, note que les phyllodes non verticillés se succèdent avec une divergence 2/5. VELENOVSKY [1913] compare la phyllotaxie de cette espèce à celle des Fritillaires, rapprochement que LOISEAU (indication fournie personnellement) juge erronée. Pour leur part, BUSCALIONI et CATALANO [1927] considèrent comme acquise, dans cette espèce, l'absence de phyllotaxie (ils citent à ce sujet la théorie de MIGLIORATO). Ils expliquent celle-ci d'après l'innervation différente des deux types de phyllodes : la séparation des trois faisceaux du phyllodes typique, innervant trois phyllodes séparés, entraînerait cette disposition particulière sur la tige.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Elles sont jointes à celles qui ont été aimablement communiquées par M. le Professeur J. E. LOISEAU.

L'étude phyllotaxique des jeunes Acacias *Phyllodinae* permet quelques remarques intéressantes.

1) Les deux premières feuilles sont typiquement situées dans un même plan, quelle que soit leur morphologie[20]. Ce plan est perpendiculaire au plan d'insertion des cotylédons.

Lorsque la 2e feuille est bipennée (mode de succession foliaire 2), les deux premières feuilles sont alternes, rarement subopposées.

Lorsque la 2e feuille est pennée (mode de succession foliaire 1B),

---

20. Sur quelques rares plantules des *A. brachystachya* et *rotundifolia* la 2e feuille a été observée perpendiculaire à la 1re feuille.

les 2 premières feuilles sont généralement opposées à subopposées plus rarement alternes. Chez *A. heterophylla*, la 2e feuille, qu'elle soit pennée ou bipennée, est toujours alterne (*cliché* 17, *Pl.* (IV)). Chez *A. koa*, les 2 premières feuilles (pennées) sont indifféremment alternes subopposées ou opposées. (voir *cliché* 16, *Pl.* (IV) et *Pl.* (I) *in* « A propos des Acacias *heterophylla* et *koa* », 1969).

2) Les feuilles se situent sur 2 hélices foliaires qui sont aussi bien dextrorses que sinistrorses dans la même espèce, et dont le point de départ se situe au niveau d'insertion de chacun des cotylédons. Les 2 premières feuilles s'insèrent sur 2 hélices différentes (voir à ce sujet p. 27 et fig. 50 *in* Acacias africains, 1969). Dans la plupart des espèces ,l'insertion des feuilles sur 2 hélices n'est pas modifiée par l'apparition de la phyllodinisation. De même les écailles d'*A. spinescens* conservent la disposition des feuilles bipennées auxquelles elles succèdent. L'installation de la décurrence foliaire sur la tige chez les *A. continua* et *triptera* ne modifie pas la position des phyllodes.

Il faut signaler quelques cas où les hélices foliaires peuvent être lâches chez les *A. buxifolia, cultriformis, gracilifolia, longifolia, retinodes, rotundifolia, stenophylla, stricta, urophylla* et *verticillata* (cf. *fig.* 51 a, b, *in* Acacias africains 1969).

3) Dans quelques espèces la disposition sur 2 hélices est modifiée lorsque disparaissent les feuilles bipennées.

— Chez *A. diptera*, les 4 premières feuilles sont opposées décussées. Le développement du phylloclade, à partir des 5e ou 6e feuilles, impose aux phyllodes une disposition dans un même plan : ce plan est celui des 5e et 6e feuilles ou des 6e et 7e feuilles selon le degré de précocité de la phyllocladisation et de la phyllodinisation (*fig.* 6).

— Chez les *A. conferta, oxycedrus, rossei, ulicifolia* et *verticillata*, la disposition en 2 hélices est plus ou moins rapidement perturbée quand les phyllodes apparaissent. On assiste à une augmentation, souvent subite, du nombre des hélices foliaires. Les phyllodes sont ainsi très groupés et tendent parfois à se disposer en verticilles (*A. verticillata*).

Une étude approfondie de ce phénomène phyllotaxique sera nécessaire. Nous nous contentons ici d'exposer brièvement quelques résultats concernant les *A. verticillata* et *oxycedrus*. Ceux-ci, pour une très large part, nous ont été communiqués par M. le Professeur J. E. Loiseau qui a examiné une partie de notre matériel d'étude.

A. verticillata (*fig.* 72).

Nous avons déjà précisé plus haut que l'on pouvait distinguer morphologiquement des phyllodes primaires et secondaires. Les

phyllodes primaires, à bourgeons axillaires, s'individualisent en outre par leur position phyllotaxique. En effet, ils se situent sur les mêmes hélices foliaires que les feuilles primordiales composées de la jeune plantule. Partant de l'hypothèse que les phyllodes sont des pièces autonomes le Pr J. E. Loiseau a établi quelques faits importants (observations sur des plantules du lot *AC* 104).

— Chaque hélice porte à la fois des phyllodes primaires et des phyllodes secondaires.

— Le nombre des hélices est variable. A l'apparition d'un phyllode primaire correspond une diminution du nombre des hélices foliaires. Par contre, entre 2 phyllodes primaires successifs, se produit une multiplication des hélices (10 au maximum). Il y aurait donc variation périodique du nombre des hélices.

Des travaux complémentaires sont nécessaires, sur de nombreux échantillons, pour qu'une interprétation correcte soit donnée à ces phénomènes. Le Pr J. E. Loiseau propose d'ores et déjà 2 solutions :

les phyllodes sont des pièces autonomes (hypothèse de travail déjà indiquée) ;

les phyllodes sont produits par 2 secteurs de l'anneau initial fonctionnant « globalement » et donnant soit un phyllode primaire et un nombre réduit de phyllodes secondaires, soit uniquement des phyllodes secondaires, en nombre variable, au plus égal à 5.

A. oxycedrus (*cliché* 15, *Pl.* (III)). (Renseignements J. E. Loiseau d'après des observations effectuées sur une plantule du lot *AC* 957).

Au niveau des premiers phyllodes, apparaît une hélice foliaire supplémentaire. Les 3 nouvelles hélices sont sénestres et succèdent à 2 hélices dextres. Le nombre des hélices augmente par la suite (6 ?).

Remarque. — On assiste chez *A. tetragonophylla* à un phénomène intéressant de réunion en fascicules des phyllodes. Si l'on suit l'ontogénie foliaire on s'aperçoit qu'à l'aisselle des phyllodes de la tige peuvent naître 1 à 5 phyllodes de 2e ordre qui paraissent insérés au même point. Il est vraisemblable que ces phyllodes sont portés par un rameau axillaire nain. Ils n'interviennent donc pas dans la phyllotaxie de la tige.

H. PILOSITÉ

Les connaissances sur les poils glanduleux des Acacias sont très générales et peu précises. Les revêtements blanchâtres ou visqueux des organes sont signalés le plus souvent sans commentaire.

Metcalfe et Chalk [1950, vol. I] indiquent les types de poils glanduleux possibles chez les Acacias. Von Mueller, dans la 7e

décade de son iconographie des Acacias [1887] donne une figure de poils glanduleux unisériés chez *A. stipulosa*.

Les poils tecteurs, d'un intérêt morphologique mineur, n'ont pas fait l'objet, à notre connaissance, de travaux particuliers.

Observations personnelles.

Nous nous limitons ici à quelques indications macroscopiques.

Les poils glanduleux sont fréquents. Ils sont multicellulaires, ont une forme en massue globuleuse ou linéaire et apparaissent aux aisselles des feuilles et des pennes (*fig.* 71). Ils peuvent être également épars sur la tige et les phyllodes. Ils sont peu denses chez les *A. brachystachya, koa, oxycedrus, podalyriaefolia, undulifolia* et *urophylla*, souvent particulièrement denses chez les *A. coolgardiensis, craspedocarpa, dodonaeifolia, doratoxylon, elongata, glandulicarpa, gracilifolia, grasbyi, heterophylla, implexa, kempeana, rossei, stricta, subporosa* et *tetragonophylla*. Ils sont responsables de revêtements pruineux (*A. dodonaeifolia, grasbyi...*), ou visqueux (*A. coolgardiensis, dodonaeifolia, gracilifolia, rossei, stricta, subporosa*). Ces sécrétions durcissent parfois en constituant des incrustations mamelonnées d'aspect résineux. Chez les *A. dodonaeifolia, stricta* et *rossei* ces sécrétions sont dues à des poils en rosette à pied court. Aucun poil glanduleux n'a été observé chez les *A. cultriformis, decora, diptera* et *sowdeni*.

Les poils tecteurs sont généralement absents sur l'hypocotyle. Toutefois quelques poils ont été observés, surtout près de l'insertion des cotylédons, chez les *A. brachystachya, gracilifolia, linifolia, ulicifolia* et *vestita*.

Par la suite, les plantules sont fréquemment pubescentes. La pilosité n'apparaît parfois que sur la plantule (*A. buxifolia, calamifolia, cultriformis, diptera, elongata, grasbyi, kempeana, pycnantha, rubida, triptera, wattsiana*) ; elle peut être très dense (*A. brachystachya, doratoxylon, glandulicarpa, koa, linifolia, podalyriaefolia, sowdeni, vestita* et *victoriae*). Elle est nulle à subnulle chez *A. confusa, myrtifolia, peuce, retinodes, strongylophylla, suaveolens, farinosa, graffiana, implexa, iteaphylla, longifolia* et *tetragonophylla*. Les stipules sont souvent poilues (*fig.* 26-30). Des poils tecteurs apparaissent surtout à partir des 3e-4e feuilles et sont fréquemment absents ou rares avant. La pilosité s'installe avant le stade 10e feuille et persiste fréquemment jusqu'à l'adulte. Sa densité est variable selon les espèces (comparer les fig. 29 et 30).

Notons que chez *A. hispidula* les poils tecteurs sont portés par de courts tubercules. Les plus longs poils ont été observés sur le jeune *A. diptera* (*fig.* 66 a) au niveau des 3 à 4 premiers entrenœuds.

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS.

Dans ce chapitre nous entendons rechercher, à partir de l'étude analytique de la morphologie des plantules d'Acacias *Phyllodineae*, des bases nouvelles pour l'établissement d'un classement naturel des espèces.

Aucune tentative de ce genre n'a couronné les travaux monographiques de Cambage. Cet auteur a seulement évoqué l'absence ou la présence de glandes foliaires sur les plantules dans les subdivisions de Bentham [1920]. Il note leur absence chez les *Alatae* et *Pungentes* et leur présence chez les *Calamiformes*, *Brunioideae*, *Uninerves*, *Plurinerves* et *Juliflorae*. Il signale que les glandes des *Calamiformes* et *Brunioideae* sont très petites et celles des *Uninerves Racemosae* souvent nombreuses.

Nous préciserons en premier lieu quels sont les points communs aux différentes plantules des espèces étudiées.

La germination est phanérocotylaire. L'hypocotyle est bien développé. Le collet est plus ou moins saillant. La première feuille est toujours pennée. Les feuilles de la jeune plantule s'insèrent sur deux hélices dextrorses ou sinistrorses. Les folioles sont penninerves et dissymétriques à la base. Des phyllodes remplacent plus ou moins tôt les feuilles composées[21]. Les poils glanduleux et tecteurs sont présents, à de rares exceptions près, mais plus ou moins denses.

Le classement des espèces étudiées qui est proposé ici doit être considéré comme un premier pas vers la recherche de groupements naturels. Il devra donc être complété ou modifié dans le détail par l'adjonction de critères supplémentaires. Nous réaliserons cette synthèse dans une prochaine note consacrée à l'ensemble du genre *Acacia*.

Nous nous contentons ici d'exploiter les documents morphologiques sur les plantules.

La mise en évidence de groupes d'Acacias dans un découpage « horizontal » constitue une entreprise très délicate du fait de la fréquente continuité des caractères et des possibilités de convergence de forme.

En effet, l'ensemble de ces espèces présente une diversification morphologique considérable. La taxonomie ne peut donc s'établir que sur la base des affinités phylétiques entre espèces. Nous proposons provisoirement des subdivisions plus ou moins juxtaposées

21. Nous sous-entendons ici que *A. spinescens* peut avoir, dans certains cas des phyllodes mélangés aux écailles (Ewart, 1930; Black, 1922-29).

qu'il sera nécessaire, dans une prochaine note, de situer phylétiquement les unes par rapport aux autres. Les grands groupes que nous constituons rassemblent des espèces qui, à des degrés divers, présentent des affinités. A l'intérieur de ces groupes nous rapprochons des espèces qui ont parfois des parentés incontestables alors que certaines d'entre elles ne sont que juxtaposées provisoirement (en raison du faible nombre d'espèces étudiées dans chaque subdivision). Chaque groupement suppose donc une diversification, c'est-à-dire un tronc phylétique probablement commun mais plus ou moins abondamment ramifié. Dans certains cas les espèces seront proposées associées, parfois même dans un classement « en série » sans subdivision de détail. Le classement que nous établissons suppose un choix décisif dans la hiérarchisation des caractères. Nous donnons ainsi la prééminence à la morphologie des cotylédons, plus particulièrement au critère présence-absence d'auricules. Nous exploitons en second lieu les caractères « présence du pétiole cotylédonaire », « taille et durée des cotylédons », « modes de succession foliaire », « nombre de paires de folioles de la 1re feuille » et « morphologie des stipules ». La longueur du pétiole cotylédonaire est d'une utilisation délicate étant donné son manque de stabilité (variations individuelles, continuité entre les espèces). Elle nous paraît néanmoins d'un grand intérêt phylétique. Dans le 2e groupe, nous faisons intervenir le caractère de la nervation du phyllode qui, dans beaucoup de cas du moins, rend compte des parentés réelles entre espèces. Le degré de précocité du phyllode, utilisé en corrélation avec d'autres caractères, nous a paru dans plusieurs cas d'un grand intérêt. Les caractères « phyllocladisation », « lépidisation » et « présence de poils glanduleux abondants et épars » sont utilisés en dernier ressort. Nous ne ferons pas mention des glandes foliaires. Leur utilisation ne s'avère guère possible qu'au niveau spécifique tant que le caractère « absence-présence de glandes foliaires » n'aura pas donné lieu à une étude détaillée de la plantule à l'adulte, sur un grand nombre d'échantillons.

I. SUBDIVISIONS PROPOSÉES

COTYLÉDONS NON AURICULÉS ET SESSILES

GROUPE 1

— mode de succession foliaire 1 B (très exceptionnellement 2 chez *A. urophylla*) ;

— 2 premières feuilles (pennées) à 2 paires de folioles;

— cotylédons persistant au maximum jusqu'au stade 2e feuille;

— limite épicotyle-hypocotyle peu marquée (fin sillon, ou très légère crête) ; épicotyle parfois plus épais que l'hypocotyle;
— cotylédons de petite taille (3 à 6 mm de longueur en moyenne).

★ stipules à limbe développé au niveau des 1res feuilles, peu à peu rétréci au niveau des feuilles suivantes, et de longueur progressivement substable.

■ spinescence stipulaire nette ..... *A. urophylla*

■ spinescence parfois légère.

□ phyllodes; stipules présentes sur l'adulte .... *A. amblygona*

□ phyllodes et phylloclade (phyllodes non articulés) ; stipules peu à peu caduques ..... *A. continua*

★ stipules conservant leur limbe, non spinescentes.

■ phyllodes; longueur des stipules croissante puis substable ..... *A. myrtifolia*

■ écailles; croissance puis décroissance de longueur des stipules jusqu'à leur disparition lors de la lépidisation .... *A. spinescens*

GROUPE 2

— mode de succession foliaire (1 B) 2;
— 1re feuille à (1) 2-5 paires de folioles;
— cotylédons persistant au-delà du stade 2e feuille (sauf chez *A. victoriae*) ;
— limite épicotyle-hypocotyle marquée d'une légère crête (sauf chez *A. ligulata*).

★ longueur moyenne des cotylédons comprise entre 4,5 et 5,5 mm; 1re feuille le plus souvent à 2 paires de folioles; stipules limbées uninervées (très rarement binervées), non spinescentes, de longueur croissante puis décroissante .... *A. acinacea, A. rotundifolia*

★ longueur moyenne des cotylédons comprise entre 5,5 et 7,5 mm; 1re feuille à 3-5 paires de folioles; stipules de longueur progressivement croissante ou substable.

■ stipules uninervées peu à peu dépourvues de limbe et souvent spinescentes; mode de succession foliaire 2 essentiellement.

□ durée très courte des cotylédons (jusqu'au stade 1re feuille) ..... *A. victoriae*

□ durée des cotylédons possible au-delà du stade 30e feuille ..... *A. oxycedrus*

■ stipules uni à plurinervées, toutes pourvues d'un limbe, et non spinescentes; mode de succession foliaire 1 B fréquent ..... *A. ligulata*

COTYLÉDONS AURICULÉS SESSILES OU PÉTIOLÉS

GROUPE 3

— mode de succession foliaire 1 B;
— 2 premières feuilles (pennées) à 2 paires de folioles;
— cotylédons persistant au maximum jusqu'au stade 2e feuille;
— limite épicotyle-hypocotyle peu marquée (épicotyle généralement plus saillant que l'hypocotyle);
— cotylédons de petite taille (de 4 à 6 mm de longueur en moyenne);
— stipules uninervées, de longueur décroissante puis peu à peu substable, non spinescentes.

★ phyllocladisation totale, dans un seul plan, (phyllodes non articulés) ..... *A. diptera*

★ phyllocladisation partielle dans les plans d'insertion des feuilles successives (phyllodes articulés) ..... *A. extensa*

GROUPE 4

— modes de succession foliaire 1 B, 1 B-2 ou 2;
— nombre de paires de folioles variable;
— longueur et durée des cotylédons très variables;
— limite épicotyle-hypocotyle généralement marquée par une crête; hypocotyle généralement plus épais que l'épicotyle;
— stipules uni à plurinervées.

— Dans ce groupe les caractères « 1re et 2e feuilles pennées à 2 paires de folioles », « courte durée des cotylédons » et « petite taille des cotylédons » ne sont jamais associés, comme c'est le cas dans les groupes 1 et 3.

★ s/s Groupe A : phyllodes à nervation principale parallèle, à section de forme variable.

■ phyllodes aplatis verticalement sur le jeune et l'adulte .

□ phyllodinisation au plus tôt réalisée entre les 10e et 20e feuilles, n'apparaissant parfois que sur l'adulte; feuilles mixtes (mi-pennées, mi-bipennées) fréquentes; retours au stade bipenné possibles.

◇ cotylédons sessiles; épicotyle relativement long (pouvant atteindre 6,5 mm chez *A. koa*).

⊕ longueur moyenne des cotylédons comprise entre 7,5 et 15 mm.

◒ poils glanduleux épars sur la plantule; stipules de longueur substable à légèrement croissante.

● Lc2 m voisine de 15 mm; mode de succession foliaire 1 B; 1re feuille le plus souvent à 6-7 paires de folioles ..... *A. koa*

● Lc2 m voisine de 8 mm; mode de succession foliaire (1 B) 2; 1re feuille à 4-5 paires de folioles ..... *A. heterophylla*

◒ poils glanduleux rares; stipules de taille croissante puis décroissante; Lc2 m voisine de 10 mm ..... *A. stenophylla*

⊕ longueur moyenne des cotylédons voisine de 6,5 mm; poils glanduleux présents aux aisselles des feuilles seulement ..... *A. melanoxylon*

◇ cotylédons à pétiole très court à subnul; poils glanduleux nombreux et épars; longueur moyenne des cotylédons de 5,5 à 7,5 mm; épicotyle relativement court (ne dépassant pas 1,5 mm).

⊕ stipules uninervées (très rarement binervées).

◒ 1re feuille portant le plus souvent 5 à 7 paires de folioles ..... *A. implexa*

◒ 1re feuille portant le plus souvent de 3 à 4 paires de folioles ..... *A. elongata*

⊕ stipules uni à trinervées; 1re feuille à 2 ou 3 paires de folioles ..... *A. subporosa*

□ phyllodinisation généralement réalisée au plus tard au stade 10e feuille; pas de retour au stade bipenné; feuilles mixtes (mi-pennées mi-bipennées) rares.

◇ stipules de taille croissante puis décroissante; phyllodinisation entre les 3e et 10e feuilles.

⊕ phyllodes et phylloclade (phyllode non articulé); pétiole cotylédonaire nettement développé ..... *A. triptera*

⊕ phyllodes seuls.

◒ pétiole cotylédonaire nettement développé.

● Lc2m voisine de 9 mm; 1re feuille ayant le plus souvent 4-5 paires de folioles ..... *A. cyclopis*

● Lc2m voisine de 5,5 mm; 1re feuille à 2 paires de folioles .....*A. doratoxylon*

◒ pétiole cotylédonaire court, subnul à nul; Lc2m comprise entre 4,5 et 6,5 mm.

● poils glanduleux aux aisselles des feuilles seulement.

○ phyllodinisation généralement réalisée au niveau 3e feuille .. *A. farinosa*

○ phyllodinisation réalisée à partir de la 4e feuille ....*A. acuminata, A. longifolia*

● poils glanduleux nombreux et épars .... *A. stricta*[21]

◇ stipules de taille décroissante; phyllodinisation brutale, toujours réalisée, au plus tard, au stade 5e feuille.

⊕ pétiole cotylédonaire souvent nettement développé; nombreux poils glanduleux épars (pruinosité); Lc2m voisine de 10,5 mm .... *A. craspedocarpa*

⊕ pétiole cotylédonaire court à subnul.

◒ stipules uni à trinervées; poils glanduleux aux aisselles des feuilles. Lc2m voisine de 8 mm ..... *A. confusa*

◒ stipules le plus souvent uninervées; poils glanduleux nombreux et épars; Lc2m voisine de 6 mm ..... *A. kempeana*

■ phyllodes du jeune Acacia pouvant avoir une section légèrement aplatie verticalement; phyllodes de l'adulte elliptiques à sublosangiques ou subrectangulaires; (type de section parfois atteint très précocement chez *A. calamifolia*).

□ pétiole cotylédonaire nul à subnul, rarement court (chez *A. calamifolia*).

◇ phyllodinisation brutale, au plus tard réalisée au stade 3e feuille; 1re feuille portant le plus souvent 6 paires de folioles; Lc2m voisine de 12 mm; cotylédons persistant jusqu'au stade 6e feuille environ ..... *A. peuce*

◇ phyllodinisation réalisée entre la 5e feuille et la 15e feuille; 1re feuille portant généralement de 2-4 de folioles.

---

21. *A. stricta* apparaît également plus loin dans le groupe des Acacias à phyllodes uninervés.

⊕ Lc2m voisine de 8 mm; cotylédons pouvant persister au-delà du stade 15e feuille; poils glanduleux aux aisselles des feuilles seulement .... *A. calamifolia*

⊕ Lc2m de 3 à 4,5 mm; cotylédons disparaissant entre les 3e et 8e feuilles; poils glanduleux nombreux et épars.

◒ Lc2m égale à 4,5 mm; phyllode à 2 nervures primaires ..... *A. gracilifolia*

◒ Lc2m égale à 3 mm; phyllode à 3 nervures primaires ..... *A. coolgardiensis*

□ pétiole cotylédonaire moyen à nettement développé.

◇ cotylédons disparaissant entre les 3e et 8e feuilles environ; phyllodinisation au plus tard réalisée au niveau 5e feuille.

⊕ poils glanduleux épars plus ou moins denses; Lc2m de 7 à 8 mm.

◒ 1re feuille portant 3-4 paires de folioles; mode de succession foliaire 1 B .. *A. grasbyi*

◒ 1re feuille portant 2 paires de folioles; mode de succession foliaire 2 .. *A. brachystachya*

⊕ poils glanduleux absents; Lc2m voisine de 6 mm ..... *A. sowdeni*

◇ cotylédons pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; phyllodinisation réalisée entre les stades 4e et 12e feuilles; poils glanduleux épars et denses ..... *A. tetragonophylla*

★ s/s Groupe B : phyllodes à nervation principale unique et aplatis verticalement.

■ stipules peu à peu dépourvues de limbe.

□ phyllodes tendant parfois à se disposer en verticilles; augmentation du nombre des hélices foliaires; stipules non spinescentes; cotylédons pouvant persister au-delà du stade 15e feuille (sauf chez *A. conferta*).

◇ premiers phyllodes au moins aussi longs que les pétioles des feuilles bipennées précédentes; phyllodinisation au plus tard réalisée au stade 5e feuille; pétiole cotylédonaire court à nettement développé ..... *A. rossei*

◇ premiers phyllodes plus courts que les plus longs pétioles des feuilles bipennées précédentes; phyllodinisation au plus tard réalisée au stade 9e feuille.

⊕ cotylédons à pétiole très court à subnul; 1re feuille à 2-3 paires de folioles.
◒ stipules toujours uninervées .. *A. ulicifolia*
◒ stipules passant par un stade trinervé .. .. *A. conferta*
⊕ cotylédons sessiles.
1re feuille portant 3-4 paires de folioles; stipules passant par un stade à 5 nervures .... *A. verticillata*

□ phyllodes non disposés en verticilles; 2 hélices foliaires; stipules spinescentes; cotylédons de durée variable; premiers phyllodes de longueur inférieure à celle des plus longs pétioles des feuilles bipennées précédentes; cotylédons sessiles.
◇ cotylédons pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; mode de succession foliaire 2 .. *A . armata*
◇ cotylédons disparaissant précocement (stade 2e feuille au maximum); mode de succession foliaire 1 B ..... *A. strongylophylla*

■ stipules limbées.
□ pétiole cotylédonaire court à nettement développé; cotylédons pouvant persister jusqu'au stade 15e feuille ..... *A. suaveolens*
□ pétiole cotylédonaire court (subnul); cotylédons persistant au maximum jusqu'au stade 6e feuille.
◇ poils glanduleux denses et épars .... *A. dodonaeifolia*
◇ poils glanduleux nuls ou présents aux aisselles des feuilles seulement.
⊕ Lc2m voisine de 6 mm.
◒ stipules uninervées de taille décroissante .. .. *A. decora*
◒ stipules passant par un stade à 2-3 nervures, de taille croissante puis décroissante .... *A. notabilis*
⊕ Lc2m voisine de 8 mm.
◒ stipules passant par un stade à 3 nervures. ..... *A. iteaphylla*
◒ stipules passant par un stade à 5 nervures ..... *A. microbotrya*
□ pétiole cotylédonaire nul à subnul; durée des cotylédons variable.
◇ Lc2m de l'ordre de 4,5 à 5 mm; poils glanduleux denses et épars.

⊕ cotylédons pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; stipules de taille décroissante; premiers phyllodes de longueur inférieure à celle des pétioles les plus longs des feuilles bipennées précédentes ..... *A. glandulicarpa*

⊕ cotylédons persistant environ jusqu'au stade 8e feuille; stipules de taille croissante puis décroissante; premiers phyllodes de longueur au moins égale à celle des pétioles des feuilles bipennées précédentes ..... *A. stricta*

◇ Lc2m comprise entre 5,5 mm et 9 mm; poils glanduleux généralement situés aux aisselles des feuilles uniquement (sauf chez *A. podalyriaefolia* et *undulifolia*).

⊕ mode de succession foliaire 1 B; longueur croissante des stipules ..... *A. saligna*

⊕ mode de succession foliaire 2 (exceptionnellement 1 B dans quelques cas individuels : cf. *A. falciformis, A. retinodes*); longueur croissante puis décroissante des stipules.

◒ premiers phyllodes formés de taille inférieure à celle des plus longs pétioles des feuilles bipennées ..... *A. linifolia*

◒ phyllodes de taille au moins égale à celle des pétioles des feuilles bipennées.

Dans ce groupe une corrélation globale existe entre la longueur des cotylédons et le nombre de paires de folioles de la 1re feuille. Seuls les *A. graffiana* et *brachybotrya* (à 2-3 paires de folioles et cotylédons de longueur voisine de 8 mm) ne s'incluent pas dans la série ci-dessous globalement proposée dans l'ordre des valeurs croissantes de Lc2m .....
A. retinodes, wattsiana, cultriformis, buxifolia, rubida, pycnantha, vestita, undulifolia, hispidula podalyriaefolia, falciformis.

II. REMARQUES SUR LES SUBDIVISIONS PROPOSÉES.

Le groupe 1 est bien caractérisé grâce à une corrélation très nette entre ses caractères fondamentaux. Malgré cette base commune aux espèces du groupe, on constate une diversification importante. On y rencontre en effet des tendances très diverses :

spinescence, phyllocladisation, lépidisation... qui servent de base à la classification de BENTHAM. Il se pose ici le problème de la place d'*A. spinescens* parmi les Acacias australiens. BENTHAM le situe parmi les *Pungentes Aphyllae* en indiquant que cette espèce ne forme pas de phyllodes. Or BLACK et EWART (loc. cités) signalent que des phyllodes peuvent parfois apparaître sur cette espèce. Pour notre part nous n'avons pas observé de phyllodes ni sur l'adulte, ni sur le jeune *A. spinescens*, mais seulement des pétioles de feuilles bipennées légèrement aplatis verticalement. S'il s'avérait que cet Acacia ne forme que des écailles il faudrait à notre sens reconsidérer sa position systématique. CAMBAGE a étudié une espèce (*A. restiacea*) qui forme des phyllodes ainsi que des écailles et dont la plantule a, comme *A. spinescens*, 2 premières feuilles pennées à 2 paires de folioles. CAMBAGE ne signale pas l'absence d'auricules sur les cotylédons mais celle-ci serait vraisemblable. *A. restiacea* doit certainement s'inclure dans le groupe 1.

Dans le groupe 2, la parenté des *A. rotundifolia* et *A. acinacea* est confirmée par des critères tels que « nombre de paires de folioles », «rapidité et stade de réalisation de la phyllodinisation ». La forme et la nervation des phyllodes permettent de distinguer aisément les deux espèces.

Dans ce même groupe notons que les *A. victoriae* et *oxycedrus* sont à éloigner assez nettement malgré leurs points communs. En effet ces espèces diffèrent beaucoup par la nervation de leurs phyllodes, la phyllotaxie, la durée de la phyllodinisation.

Remarquons que *A. ligulata* a quelques points communs avec les espèces du groupe 1 (chute précoce des cotylédons, aspect renflé de l'épicotyle, mode de succession foliaire 1 B fréquent).

Enfin il faut rappeler ici que les cotylédons, dans ce groupe, peuvent être parfois très faiblement auriculés ou subsessiles. De telles variations individuelles sont d'un grand intérêt pour situer cette subdivision par rapport aux autres.

Le groupe 3, où se manifeste la phyllocladisation (partielle ou totale), a une parenté probable avec le groupe 1 qui renferme aussi une espèce phyllocladisée car les plantules aux stades cotylédonaire et deux 1res feuilles sont fondamentalement analogues. CAMBAGE a décrit la plantule d'*A. alata*. Celle-ci a les mêmes caractéristiques et confirme les affinités étroites de cette espèce avec *A. diptera*.

Le groupe 4 constitue un ensemble complexe, hétérogène, sans proche parenté avec les trois premiers groupes.

On peut y déceler certaines tendances qui sont susceptibles d'être des signes de réelles parentés. Ainsi les *A. heterophylla* et *koa* sont rapprochés par certaines similitudes de leurs plantules (voir à ce sujet « A propos des *A. heterophylla* et *koa* » 1969).

L'ensemble des *A. koa, heterophylla et stenophylla* est assez homogène, de même que l'ensemble *A. implexa, elongata* et *subporosa.*

A. triptera, seule espèce phyllocladisée de ce grand groupe, bien que nettement distincte des autres espèces à phylloclades, a en commun avec elles le nombre de paires de folioles de la 1re feuille et la petite taille des cotylédons.

Les affinités entre les *A. craspedocarpa, confusa* et *kempeana* sont à préciser encore.

A. peuce occupe une place à part au sein des Acacias dont les phyllodes ont une section subrectangulaire à elliptique. Le rapprochement des diverses espèces présentant de tels phyllodes n'implique pas nécessairement une parenté étroite. L'utilisation de critères supplémentaires pourra peut-être préciser encore les relations entre ces espèces.

D'importantes similitudes permettent de rapprocher les *A. ulicifolia* et *conferta,* assez nettement distincts *d'A. verticillata* et *rossei.*

Les A. armata et *strongylophylla* sont manifestement éloignés l'un de l'autre. Les caractères « spinescence » (lié à la taille croissante des stipules) et « premiers phyllodes plus courts que les pétioles des feuilles bipennées » sont peut-être l'expression d'une convergence de forme, difficilement évitable dans un tel groupe où les critères distinctifs sont peu nombreux.

Les *A. glandulicarpa* et *stricta* sont très probablement apparentés.

Le dernier groupe d'Acacias a été présenté « en série » pour rendre compte de la corrélation entre le nombre de paires de folioles de la 1re feuille et les dimensions des cotylédons. Cette solution a paru ici préférable vu les grandes affinités entre ces diverses espèces.

Pour plus de sécurité, nous avons calculé le cœfficient de corrélation entre les deux variables d'après la méthode rapide utilisée par Jeffers [1960] (méthode de rang) et reprise par Y. de Ferré [1965]. Les espèces sont classées dans l'ordre croissant des valeurs des longueurs moyennes des cotylédons (colonne A) et du nombre moyen de paires de folioles de la 1re feuille (colonne B). Pour chaque variable, l'espèce ainsi classée est affectée d'un numéro de rang. Pour chacune des espèces on effectue la différence entre les deux numéros de rangs correspondant aux deux variables. Le résul-

tat est élevé au carré pour un calcul rapide du cœfficient de corrélation d'après la formule :

$$C = 1 - \frac{6 \text{ (somme des carrés des différences de rang)}}{n\ (n^2 - 1)}$$

où n représente le nombre des espèces étudiées.

	Lc2	n.p.f. 1re F.	Valeurs de rang		Diff. de rang	carré diff.
	(A)	(B)	A	B		
A. buxifolia	6,1	3,5	3	2	1	1
A. cultriformis	6,1	3	3	1	2	4
A. falciformis	8,7	5,5	11	10	1	1
A. hispidula	7,8	4,5	9	8	1	1
A. podalyriaefolia	8,3	6,5	10	11	1	1
A. pycnantha	6,9	3,5	6	2	4	16
A. retinodes	5,6	3,5	1	2	1	1
A. rubida	6,2	4	5	6	1	1
A. undulifolia	7,7	4,5	8	8	0	0
A. vestita	7,2	4	7	6	1	1
A. wattsiana	5,9	3,5	2	2	0	0
					Somme des carrés :	27

$$C = 1 - \frac{6\ (27)}{11 \times 120} = 0{,}88$$

Limite de signification de ce cœfficient : il suffit d'avoir, pour 11 échantillons, un cœfficient égal à 0,73 pour une sécurité à 99 % (voir Lamotte 1957, p. 134, et Jeffers 1960, p. 167, tableau IV). La corrélation entre les deux caractères est donc très nette.

Nous avons calculé le cœfficient de corrélation en incluant les *A. linifolia* et *saligna* dans le classement. Le cœfficient est alors égal à 0,70; or, pour 13 observations, il suffit d'un cœfficient égal à 0,68 pour une sécurité à 99 %. Nous pensons néanmoins qu'il est préférable de considérer à part ces deux espèces.

Entre les différentes espèces ainsi regroupées en série les parentés sont souvent étroites (*A. retinodes* et *wattsiana* par exemple). Ces espèces peuvent être caractérisées individuellement grâce à des critères tels que nervation stipulaire, modes de succession foliaire glandes foliaires, poils glanduleux, précocité de la phyllodinisation. Rappelons en effet que c'est dans ce groupe que nous avons observé le plus grand nombre de nervures stipulaires (jusqu'à 9 chez *A. pycnantha*). L'originalité d'*A. rubida* est certaine car cette espèce se phyllodinise tardivement et a des stipules uninervées. Notons enfin que les *A. podalyriaefolia et undulifolia*, proches dans le classement en série, ont en commun la présence de poils glanduleux épars et une très courte durée des cotylédons.

Au total, on constate que :

— la phyllocladisation porte essentiellement sur des espèces à plantules où s'associent les caractères

1re et 2e feuilles à 2 paires de folioles,

2 premières feuilles pennées,

cotylédons de brève durée;

— la lépidisation, rare chez les Acacias, est liée au groupe 1;

— l'absence d'auricules est liée à l'absence de pétiole cotylédonaire;

— l'augmentation du nombre des hélices foliaires s'accompagne généralement des caractères

stipules filiformes,

longue durée des cotylédons,

forme étroitement linéaire ou aciculaire du phyllode;

— la corrélation est possible, dans certaines lignées, entre accroissement de la taille des cotylédons et augmentation du nombre de paires de folioles de la 1re feuille;

— la tendance « section du phyllode elliptique à quadrangulaire » s'accompagne d'une nervation parallèle des phyllodes.

En conclusion, cette étude des plantules d'Acacias à phyllodes met en évidence la grande diversification du groupe des *Phyllodineae*. Elle apporte une lumière nouvelle sur les affinités profondes entre les espèces. Sur beaucoup de points elle apporte la preuve du polyphylétisme des *Phyllodineae*. Les rapports réels entre les espèces de chaque groupement restent encore à préciser. L'étude morphologique de la graine et la comparaison avec les caractères « classiques » basés sur la morphologie de l'adulte nous y aideront. Une prochaine synthèse faisant le point des connaissances actuelles permettra de compléter ces premières données taxonomiques et de situer phylogéniquement ce groupe parmi les différentes séries du genre *Acacia*.

BIBLIOGRAPHIE

Arber (A.). 1918. The phyllode theory of the monocotyledonous leaf, with special reference to anatomical evidence. *Annals of botany*, XXXII, pp. 466-499, 22 fig.

Bailey (L. H.). 1947. The standard cyclopedia of horticulture. Tome I, pp. 178-190, New York.

Baillon (H.). 1870. Histoire des plantes. Tome II, pp. 22-71, Paris.

Bentham (G.). 1864. *Flora australiensis*. Vol. II, pp. 301-421, London.

Bentham (G.). 1875. Revision of the suborder *Mimoseae*. *Trans. Linn. Soc. London*, 30, pp. 325-668, plates LXVI-LXX.

Black (J. M.). 1922/29. Flora of South Australia. 1 vol. 746 p., Adelaïde.

Blackhall (W. E.). 1954. How to know Western Australian Wildflowers. Part 1, *Mimosaceae* pp. 196-207, Perth.

Boke (H. H.). 1940. Histogenesis and morphology the phyllode in certain species of Acacia. *American Journal of Botany*, vol. 27, pp. 73-90, 18 fig., III pl. phot.

Borchert (R.). 1964. Zur Heterophyllie von *Acacia melanoxylon* : Natürliche und Künstlich hervorgerufene. *Beitr. Biol. Pflanzen*, 40, 2, pp. 265-81.

Bugnon (P.). 1926. Aperçu sur l'origine et l'évolution du concept de phyllode. *Association française pour l'Avancement des Sciences*, pp. 369-372, Paris.

Buscalioni (L.) et Catalano (G.). 1927. Il problema della fillotassi nelle *Acacia vertillata*. *Malpighia*, XXX, fasc. 1-12, pp. 466-471.

Cambage (R. H.). 1914. Dimorphic foliage of *Acacia rubida* and fructification during bipinnate stage. *Journ. Proc. Roy. Soc. New South Wales*, XLVIII, pp. 136-139, 1 pl., Sydney.

Cambage (R. H.). 1915/28. Acacia seedlings. Part I à XIII. *Journ. Proc. Roy. Soc. New South Wales*, T. XLIX, L, LI, LII, LIII, LIV, LV, LVI, LVII, LVIII, LIX, LX, LXII; pp. 81-121, 143-164, 389-409. 410-434, 144-161, 146-162, 105-123, 130-148, 283-299, 213-229, 230-248, 85-103, 152-167, Sydney.

Candolle (A. P. de). 1813. Théorie élémentaire de la botanique. Paris.

Candolle (A. P. de). 1825. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, Tome II, Paris.

Candolle (A. P. de). 1827. Organographie végétale. Tome I, pp. 282-289, Paris.

Catalano (G.). 1934. Sui nettari fogliari vascolarizzate di Acacia. *Nuovo giorn. bot. ital.*, n.s., 41, pp. 754-756, Firenze.

Catalano (G.). 1935. Contributo alla morfologia della foglia. *Nuovo giorn. bot. ital.*, n.s., 42, pp. 483-496, Firenze.

Chopinet (R.). 1951. Acacias introduits et cultivés dans les jardins méditerranéens. *Ann. Inst. nation. Rech. agr.* série B, N° 4, pp. 560-622, Paris.

Court (A. B.). 1957. Changes in the nomenclature of some victorian dicotyledons. *The Victorian Naturalist*, 7, N° 878, vol. 13, p. 173.

Diels (L.) et E. Pritzel. 1905. *Fragmenta phytographiae Australiae occidentalis, Bot. Jahrb. für Syst.*, 35, pp. 276-314.

Dixon (W. A.). 1906. The plants of New South Wales. Sydney.

Duchartre (P.). 1877. Eléments de Botanique. 2e édition, 1 266 p., Paris.

Duke (J. A.). 1965. Keys for the identification of seedling of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri botanical Garden*, 52, pp. 314-350, 21 pl. h.t.

Ewart (A. J.). 1930. Flora of Victoria. 1 vol., 1 257 p., 349 fig., Melbourne.

Ferré (Y. de). 1965. Structure des plantules du genre *Pinus*. *Bull. Soc. d'His. nat. Toulouse*, 100, 1/2, pp. 1-50.

Flechter (J. J.). 1920. On the correct interpretation of the so-called phyllodes of the australian phyllodineous Acacias. *Proc. Lin. Soc. N.S.W.*, XLV, pp. 24-47, 8 pl.

Fuchs (C.). 1963. Fuchsin staining with NaOH clearing for lignified elements of whole plant or plant organs. *Stain Technology*, 38, 3, pp. 141-144.

Goebel (K.). 1905. Organography of plants. Part I, 270 p., Part II, 707 p. Traduction anglaise. Oxford.

Hardy (A. D.). 1912. The distribution of leaf glands in some victorian acacias. *The Victorian Naturalist*, 29, pp. 26-32, 1 pl.

HICKEL (R.). 1914. Graines et plantules des arbres et arbustes indigènes et communément cultivés en France, 2e partie. 1 vol. 347 p., Mimosées pp. 136-139, Versailles.

HOCHREUTINER (G.). 1896. Contribution à l'étude des acacias phyllodinés. *Archives des Sc. phys. et Nat.*, pér. IV, T. I, N° 3, pp. 278-280. Genève.

HOFMEISTER (W.). 1868. Allgemeine Morphologie der Gewachse. Leipzig.

JEFFERS (J. N. R.). 1960. Experimental design and analysis in forest research. 1 vol., 172 p., Almquist & Wiksell, Stokholm.

KAPLAN (D. R.). 1969. Developmental reevaluation of the phyllode concept. XIe International Botanical Congress, Seattle.

KELLY (R.). 1913. Observation on the function of acacia leaf glands. *The Victorian Naturalist*, 30, pp. 121-127.

LAMOTTE (M.). 1957. Initiation aux méthodes statistiques en biologie. 1 vol., 144 p., Masson, Paris.

LEDOUX (P.). 1901. Anatomie comparée des organes foliaires chez les acacias. *C.R.A.S.*, Paris, 132, pp. 722-724.

LEMESLE (R.). 1963. Contribution à l'étude histologique des phyllodes chez les acacias australiens. *Rev. gén. Bot.*, Paris, 70, pp. 235-257.

LOISEAU (J. E.). 1969. La phyllotaxie. Collection de monographies de Botanique et Biologie végétale, Monographie 4, 1 vol., 223 p., Paris.

LUBBOCK (J.). 1892. A contribution to our knowledge of seedlings. Vol. 1, 608 p., London.

MAIDEN (J. H.). 1902/08. The forest flora of New South Wales. 1 vol., 179 p., Sydney.

MAIDEN (J. H.). 1915/19. Notes on Acacia. N° 1 à 4. *Journ. Proc. Roy. soc. New South Wales*, T. XLIX, LI, LII, LIII; pp. 463-513, 71-124, 238-274, 171-238, Sydney.

MANN (A.). 1894. Was bedeutet « Metamorphose » in der Botanik? Doctors Dissertation von Ludwig-Maximilians Universität zu München.

METCALFE (C. R.) et L. CHALK. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. 2 vol., At The Clarendon Press, Oxford.

MUELLER (F. von). 1857. *Contributiones ad Acaciarum Australiae Cognitionem. Journ. Proc. Linn. Soc. London*, vol. I, pp. 114-148.

MUELLER (F. von). 1888. Iconography of australian species of *Acacia* and cognate genera. 13 décades avec planches, Melbourne.

MUELLER (F. von). 1885/88. Key to the system of victorian plants. Tomes I et II. Clé des acacias pp. 185-199.

PLANTEFOL (L.). 1948. La théorie des hélices foliaires multiples. 1 vol., 153 p., Masson, Paris.

PRESTON (C. E.). 1902. Peculiar stages of foliage in the genus *Acacia*. *Amer. Nat.*, XXXVI, p. 727.

PRYOR (L. D.). 1967. *Acacia peuce*. Un arbre pour les zones arides. *Unasylva*, vol. 21, 1, N° 84, pp. 28-30, F.A.O., Rome.

SCHNELL (R.). 1969. Sur les structures développées aux ramifications des nervures. *Mémoires de la Soc. bot. France*, pp. 147-156, Paris.

TINDALE (M. D.). 1968. A key to the larger species of *Acacia*. *in* ANDERSON (R. H.), The trees of New South Wales, pp. 149-432, Sydney.

TROLL (W.). 1967. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Vegetationsorgane. Band I, Teil 2, 1 vol., 2005 p., Berlin.

VASSAL (J.). 1965. Les Acacias à phyllodes. Essai d'hypothèses évolutives basées sur les observations ontogéniques. *Revue de l'Agenais*, Agen, 91e année, 2e trimestre, pp. 151-160, 4 pl.

VASSAL (J.). 1969. A propos des Acacias *heterophylla* et *koa*. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, 103, 3-4, pp. 443-447.

VASSAL (J.). 1969. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias africains. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 105, 1/2, pp. 55-111, 68 fig., XVI phot., 1 tabl.

VELENOVSKY (J.). 1905/13. Vergleichende Morphologie der Pflanzen. 2 vol. et 1 supplément. Prague.

WILLDENOW (C. L.). 1807. *Species plantarum. Editio Quarta.* T. IV, pars II, pp. 1049-1093, Berlin.

WHITESELL (C. D.). 1964. Silvical characteristics of koa (*Acacia koa* GRAY). *Calif. Pacific SW, Forest and Range Expt. Stat.*, 12 p., Berkeley.

ZIMMERMANN (J. G.). 1932. Uber die extra-floralen Nektarien der Angiospermen. *Beihefte Bot. Cent.*, 49, pp. 99-196.

(Laboratoire de Botanique et Phytogéographie, Faculté des Sciences de Toulouse.)

(Trav. du Lab. forestier de Toulouse, t. I, vol. VIII, art. VIII, 1970.)

LÉGENDES DES CLICHÉS HORS-TEXTE.

Pl. (I). Nervation cotylédonaire (× 8).

1. *A. stenophylla.* — 2. *A. amblygona.* — 3. *A. ligulata.* — 4. *A. myrtifolia.* — 5. *A. conferta.* — 6. *A. brachystachya* — 7. *A. craspedocarpa.*

Pl. (II). Plantules et phyllodinisation (× 0,8).

8. *A. dodonaeifolia.* — 9. *A. grasbyi.* — 10. *A. sowdeni.* — 11. *A. armata.*

Pl. (III). Plantules, phyllodinisation et feuilles mixtes.

12. *A. urophylla* (× 0,8). — 13. *A. wattsiana* (× 1). — 14. *A. tetragonophylla* (× 0,8). — 15. *A. oxycedrus* (× 0,8).

Pl. (IV). Plantules, phyllodinisation et feuilles mixtes (× 0,8).

16. *A. koa.* — 17. *A. heterophylla.* — 18. *A. acuminata.*

Pl. (V). Plantules, phyllodinisation et feuilles mixtes (× 0,8).

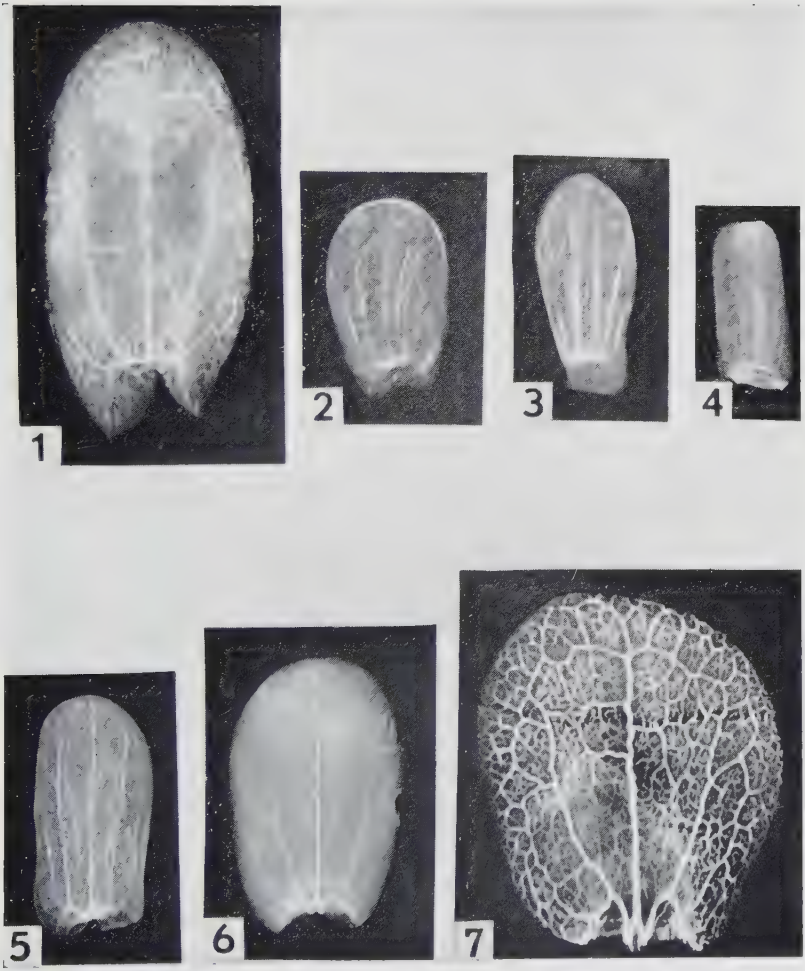
19, 20, 21. *A. confusa.* — 22. *A. heterophylla,* feuille bipennée et phyllode associés sur l'adulte. — 23, 24. *A. heterophylla,* feuilles de retour au stade bipenné.

Pl. (VI). Jeune *Acacia melanoxylon* (× 0,4).

25. phyllodinisation. — 26. phyllodinisation et retour au stade bipenné.

J F - Editions-Impressions, 14, rue Idrac - Toulouse — 8156 - 6-70

Printed in France


1
2
3
4
5
6
7

8
9
10
11

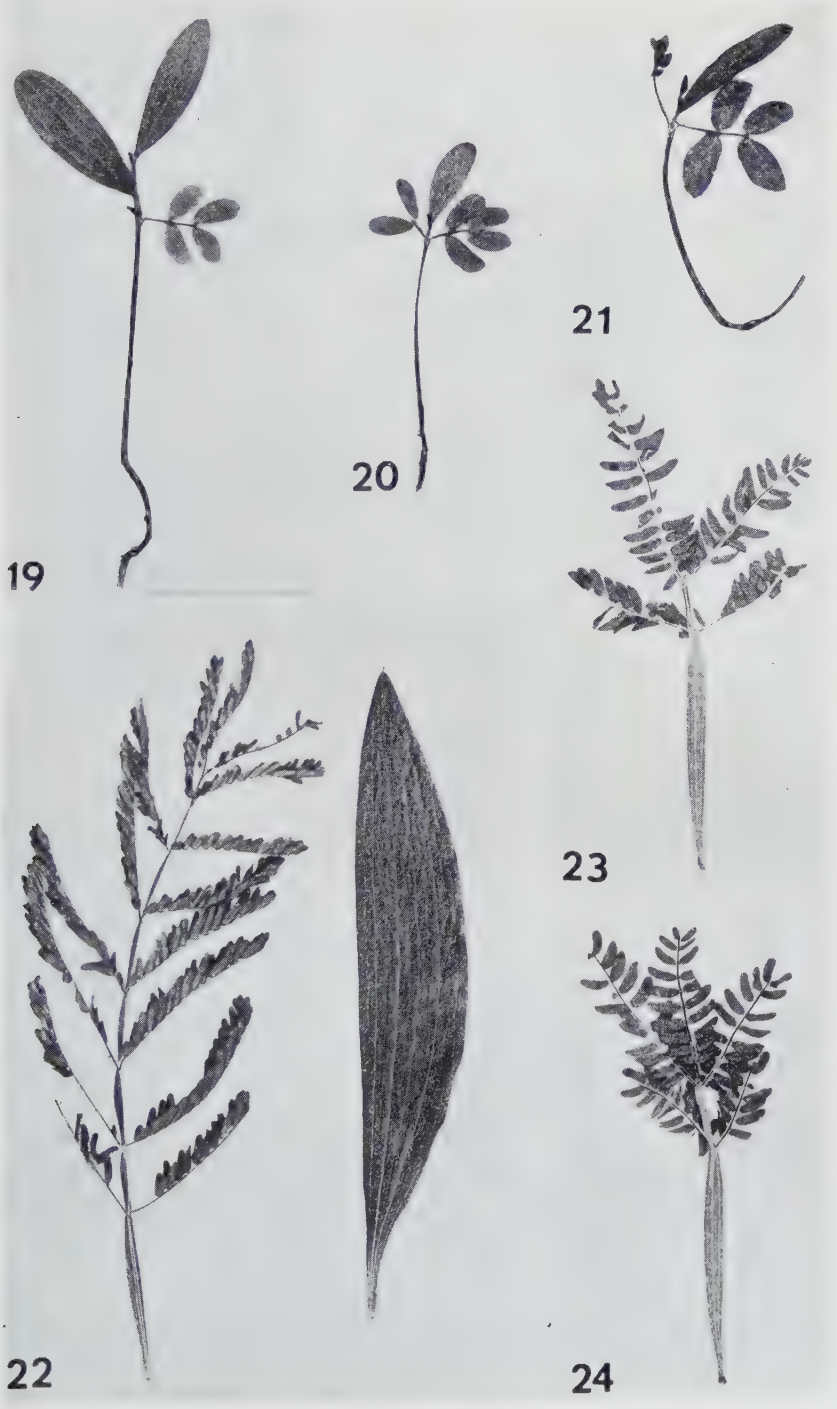
12

13

14

15

16
17
18


19
20
21
22
23
24

26

25

EXTRAIT DU BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE
T. 107, 1971, PP. 247-278.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES D'ACACIA. ACACIAS INSULAIRES DES OCÉANS INDIEN ET PACIFIQUE : AUSTRALIE, FORMOSE, ILES MAURICE ET HAWAII.

par J. VASSAL

DEUXIÈME PARTIE

LES ACACIAS BIPENNÉS : PULCHELLAE, BOTRYOCEPHALAE, GUMMIFERAE.

RÉSUMÉ.

L'étude ontogénique de 17 espèces d'Acacias bipennés permet de distinguer trois groupes correspondant exactement aux subdivisions proposées par BENTHAM (*Pulchellae, Botryocephalae, Gummiferae*). La morphologie des cotylédons (présence ou absence d'auricules et de pétiole) constitue la base fondamentale de cette distinction.

Certaines affinités entre *Pulchellae* et *Botryocephalae* sont évoquées, en particulier la tendance au développement d'une crête pétiolaire longitudinale et adaxiale, qui, chez *A. muellerana,* est nettement l'amorce d'une phyllodinisation.

L'accent est mis par ailleurs, à la lumière de ces études ontogéniques, sur l'interprétation possible de la morphologie des rameaux épineux d'*A. pulchella.*

Cette note complète l'étude réalisée dans une première partie [1970] et traitant des Acacias à phyllodes insulaires des Océans Indien et Pacifique. Le titre général du précédent article est donc conservé dans cette deuxième partie bien que toutes les espèces traitées ici soient uniquement d'origine australienne.

ESPÈCES ÉTUDIÉES [1] :

Les binômes marqués d'un astérisque n'ont fait l'objet jusqu'à ce jour d'aucune description ontogénique ou sont connus d'une façon très sommaire. On dispose, pour les autres espèces, des documents analytiques de CAMBAGE [1916, 1918, 1921-1928].

1. Lorsqu'aucune indication n'est fournie sur la détermination du matériel, celle-ci a été effectuée par le collecteur et contrôlée par nos soins.

La numérotation des espèces prolonge celle qui a été préalablement utilisée dans la présentation des Acacias à phyllodes.

Série des pulchellae.

66. *A. drummondii** Lindl.

— Australie, coll. T. Reichstein, 16.2.1967, Arboretum, Botanic Garden, Adelaïde, S.A., réf. Herb. 1488, dét. R. Swinbourne, plantules AC 588.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adélaïde, S.A., plantules AC 158, AC 383.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 381.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines n° CPI 713, plantules AC 382.
— Australie, coll. Forests Department, Perth, W.A., plantules AC 380.

67. *A. pentadenia* Lindl.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 388.

68. *A. pulchella* R. Br.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 389.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines n° CPIN 714, plantules AC 390.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines n° W 362, plantules AC 527.

Série des botryocephalae.

69. *A. baileyana** F.V.M.

— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 255, AC 312.
— Australie, coll. South Australian Woods & Forests Department, Adelaïde, S.A., plantules AC 292.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 252.
— Italie, coll. Jardin Hanbury, La Mortola, Vintimille, plantules AC 253.

70. *A. botrycephala* (Vent.) Desf. [= *A. discolor* (Andr.) Willd.].

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 508.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 251, AC 506.
— Australie, coll. E. F. Constable, 12.12.1962, Kurnell, Botany Bay, N.S.W., dét. M. Tindale, plantules AC 604, AC 707.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 250, AC 321.

71. *A. cardiophylla* Cunn. ex Benth.

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 510.

— Australie, coll. E. F. Constable, 7.12.1966, West Wialong, N.S.W., réf. gousses, dét. M. Tindale, plantules AC 605.

72. *A. dealbata* Link

— Tasmanie, coll. Forestry Commission of Tasmania, Hobart, plantules AC 301, AC 330.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 336.
— Portugal, coll. Jardim Botánico da Faculdade de Ciencias da Universidade, Coimbra, plantules AC 92, AC 335.
— France, coll. Jardin Thuret, Antibes, plantules AC 96, AC 339.
— Italie, coll. Istituto Botanico e Giardino Coloniale, Palerme, plantules AC 89, AC 338.

73. *A. deanei** (R. T. Baker) R. T. Baker ex Welch, Coombs et Mc Glynn

— Australie, coll. E. F. Constable, Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 669, AC 708.
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 668.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 156.

74. *A. decurrens** (Wendl.) Willd.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 345, AC 83.
— France, coll., Ets Vilmorin-Andrieux, Verrières-le-Buisson, plantules AC 344.

75. *A. elata* Cunn. ex Benth.

— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 353.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, C.S.I.R.O., Canberra, A.C.T., graines n° CPIH 216, plantules AC 352.
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 351.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 206, AC 354.
— U.S.A., coll. Herbst Brothers, New York, plantules AC 350.

76. *A. irrorata** Sieb. ex Spreng. [= *A. pauciglandulosa* F.V.M.]

— Australie, coll. J. Gilleatt, 1.1967, Stanthorpe area, Queensland, réf. Herb. sans n°, dét. L. Pedley, plantules AC 606.

77. *A. leucoclada* Tindale subsp. *argentifolia** Tindale

— Australie, coll. G. Trapnell, 1. 1967, Stanthorpe area, Queensland, réf. Herb. sans n°, dét. L. Pedley, plantules AC 607.

78. *A. mearnsii** De Wild. [= *A. decurrens* (Wendl.) Willd. var. *mollis* Lindl.; = *A. mollissima* auct. non Willd.]

— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 359.
— Tanganyika, coll. Silviculture Division, Forest Department, Lushoto, plantules AC 362.

79. *A. muellerana** Maiden & R. T. Baker

— Australie, coll. L. Pedley, 16.1.1968, Kogan, Queensland, réf. Herb. 2511, dét. L. Pedley, plantules AC 902.

80. *A. polybotrya* Benth.

— Australie, coll. E. F. Constable, 11.12.1961, Coonabarabran, N.S.W., dét. M. Tindale, plantules AC 610, AC 711.
— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, Sydney, N.S.W., plantules AC 368.

81. *A. spectabilis* Cunn. ex Benth.

— Australie, coll. Royal Botanic Gardens, 9.12.1961, Dubbo, N.S.W., dét. M. Tindale, plantules AC 612.
— Australie, coll. Botanic Garden, Canberra, A.C.T., plantules AC 146, AC 372.
— Australie, coll. Botanic Garden, Adelaïde, S.A., plantules AC 376.
— Australie, coll. Division of Plant Industry, Canberra, A.C.T., plantules AC 374.
— Australie, coll. G. W. Althofer, Nindethana Nursery & Seed Service, Dripstone, N.S.W., plantules AC 373, AC 284.
— Australie, coll. Botanic Gardens, Brisbane, Queensland, plantules AC 147, AC 377.

Série des gummiferae.

82. *A. bidwilli* Benth.

— Australie, coll. Division of Plant Industry, Canberra, A.C.T., plantules AC 420, AC 530.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CRITÈRES UTILISÉS

Les critères utilisés ici ont déjà servi à caractériser les plantules de divers groupes d'Acacias dans nos précédentes notes.

Les valeurs moyennes indiquées sont approchées car le nombre des observations est généralement inférieur à 20.

Les plantules décrites par Cambage sont analogues à celles que nous avons obtenues pour les mêmes espèces. Le milieu de culture ne semble donc pas avoir d'influence importante sur la morphologie des jeunes Acacias bipennés. Ceci rejoint les remarques que nous avons faites précédemment sur d'autres groupes d'Acacias.

MORPHOLOGIE DES PLANTULES

I. TYPE DE GERMINATION

Toutes les espèces étudiées ont une germination de type *phanérocotylaire* (terminologie de Duke, 1965). Les cotylédons s'épa-

nouissent au-dessus du sol après redressement et allongement de l'hypocotyle (cf. *fig.* 3a, 3b, 3c *in* « Acacias africains », 1969).

II. PLANTULES AUX STADES COTYLÉDONAIRE ET FEUILLÉ

Les plantules sont observées lorsque le phénomène de nutation est achevé (redressement de la plantule). Les cotylédons sont alors complètement développés.

A. COLLET

Le collet est généralement marqué par une crête annulaire saillante, plus rarement par un net rétrécissement à son niveau *(A. muellerana, bidwilli)* (cf. *fig.* 1 et 3 *in* « Acacias à phyllodes », 1970). Il s'estompe sur la plantule plus âgée.

B. HYPOCOTYLE

Dans les trois groupes d'Acacias bipennés l'hypocotyle est bien développé. Sa longueur varie de 10 à 35 mm chez les *Pulchellae,* de 6 à 48 mm chez les *Botryocephalae* (voir le tableau de la p. 7). Chez *A. bidwilli,* seule espèce du groupe *Gummiferae,* elle oscille entre 10 et 18 mm.

D'une manière générale, l'hypocotyle des *Botryocephalae* et des *Pulchellae* peut avoir, sur la jeune plantule, une coloration rose, rouge à violacée, plus ou moins prononcée. Il s'agit là d'une tendance sujette à variations dans le même lot de plantules. Par contre, *A. bidwilli,* du groupe des *Gummiferae,* a un hypocotyle toujours verdâtre.

Cambage fait des constatations semblables sur les espèces qu'il a étudiées dans ces trois groupes.

C. COTYLÉDONS

A l'occasion de chaque monographie, Cambage précise la forme générale des cotylédons, leurs longueurs extrêmes, leur couleur.

Observations personnelles.

1. Situation respective, passage hypocotyle-épicotyle.

Les cotylédons sont opposés.

Chez les *Botryocephalae* et *A. bidwilli,* la limite épicotyle-hypocotyle est marquée par une saillie plus ou moins prononcée. Les cotylédons sont en effet engainants au niveau de la limite épicetyle-hypocotyle (cf. *fig.* 4 et 5 *in* « Acacias à phyllodes », 1970). L'épicotyle est moins épais que l'hypocotyle.

Chez les *Pulchellae,* la limite épicotyle-hypocotyle est marquée par un léger rétrécissement annulaire ou par un fin sillon. Epicotyle et hypocotyle sont de même diamètre; parfois cependant, l'épicotyle est plus épais que l'hypocotyle. Cet aspect est ici en relation avec la présence de 2 premières feuilles pennées opposées (cf. *fig.* 7 *in* « Acacias à phyllodes », 1970).

2. **Couleur et consistance.**

Les cotylédons des Acacias *Botryocephalae* et *Pulchellae* sont fréquemment rosés à violacés à la face inférieure. Cette coloration apparaît même à la face supérieure chez les *A. decurrens* et *elata.* Ils ne sont guère charnus au-delà du stade cotylédonaire. En effet, étant éphémères, (voir plus loin) ils se vident très vite de leurs réserves.

Les cotylédons d'*A. bidwilli* sont verts sur les deux faces et demeurent charnus durant les premiers stades foliaires (5 à 6 feuilles environ).

3. **Dimensions, forme, pétiole cotylédonaire.**

Les valeurs extrêmes et moyennes de longueur (Lc2, Lc2m) et largeur (lc, lcm) ainsi que les valeurs extrêmes d'épaisseur (Ec) du limbe cotylédonaire sont reportées dans le tableau de la page (7)[2]. Le diagramme de la page (9) visualise les différences de dimensions moyennes des cotylédons selon les espèces [3].

Les Acacias *Pulchellae* (66, 67, 68) ont de petits cotylédons de longueur moyenne comprise entre 3,4 et 3,9 mm et de largeur moyenne comprise entre 1,7 et 1,8 mm. Les Acacias *Botryocephalae* (69 à 81) ont des cotylédons de plus grande taille : leur longueur moyenne varie de 5,5 à 8,7 mm et leur largeur moyenne de 2,1 à 4,6 mm. Notons un groupement des espèces *dealbata* (72), *decurrens* (74), *irrorata* (76), *leucoclada* subsp. *argentifolia* (77) et *mearnsii* (78), qui ont les plus petits cotylédons de ce groupe. Enfin *A. bidwilli* (82), par la grande taille de ses cotylédons (Lc2m = 11,9 mm, lcm = 9,4 mm), se sépare nettement des deux autres groupes.

Le rapport Lc2m/lcm varie de 1,6 à 3,2 chez les *Botryocephalae* et *Pulchellae* : les points représentatifs des espèces de ces groupes se situent dans le diagramme entre les droites répondant aux rela-

---

2. Pour plus de précisions concernant ces dimensions, voir fig. 12 a et 12 b *in* « *Acacias africains* », 1969.

3. Dans ce diagramme, les espèces sont affectées d'un numéro correspondant à celui qui leur est attribué dans la liste du matériel étudié.

NOM DES ESPECES	L. hypocotyle (mm)	Lc2 (mm)	lc (mm)	Ec (mm)	Lc2/lc	Lc2m	lcm	Lc2m/lcm	L. épicotyle (mm)
PULCHELLAE									
66. A. drummondii	17,0-35,0	3,3-4,?	1,3-?,0	0,1-0,5	1,7-2,8	3,7	1,7	2,2	0,1-1,0
67. A. pentadenia	15,0-34,0	3,5-4,1	1,3-2,3	0,1-0,6	1,5-3,1	3,9	1,8	2,2	0,3-1,0
68. A. pulchella	10,0-28,0	(2,5)3,0-3,6(5,0)	1,3-2,0(2,3)	0,2-0,6(0,8)	1,7-2,3	3,4	1,7	2,0	0,2-0,5
BOTRYOCEPHALAE									
69. A. baileyana	8,0-24,0	8,0-9,8	2,5-4,1	0,2-1,3	2,3-3,1	8,7	3,2	2,7	# 0-0,7
70. A. botrycephala	10,0-27,0(40,0)	6,0-8,0	3,0-4,2	0,1-1,0	1,7-2,3	6,7	3,6	1,9	# 0-1,0
71. A. cardiophylla	14,0-32,0	5,8-7,5	1,8-2,4	0,1-0,9	2,8-3,5	6,8	2,1	3,?	0,1-1,2
72. A. dealbata	9,0-44,0	4,7-6,2	2,4-3,?	0,2-1,1	1,9-2,1(2,3)	5,5	2,7	2,0	0,2-1,0
73. A. deanei	11,0-20,0	6,5-9,0	2,7-4,9	0,1-1,2	1,6-2,4	7,6	3,9	1,9	# 0-0,5
74. A. decurrens	9,0-24,0	5,5-6,3	2,2-3,6	0,1-1,0	1,7-2,7	5,9	2,7	2,2	0,1-0,5
75. A. elata	7,0-23,0	6,5-8,0	4,0-5,2	0,2-1,2	1,4-1,9	7,3	4,6	1,6	0,5-2,2
76. A. irrorata	12,0-33,0	5,3-6,5	2,0-3,1	0,2-0,8	1,9-2,4(2,8)	5,8	2,6	2,2	0,3-1,0
77. A. leucoclada * subsp. argentifolia	8,5-15,0	6,0	3,0	1,2	2,0	6,0	3,0	2,0	0,5-1,0
78. A. mearnsii	7,0-28,0	4,8-6,0	2,8-3,5	0,2-1,2	1,7-2,0	5,5	3,0	1,8	# 0-0,5
79. A. muellerana *	17,0-40,0	7,5	3,3	0,8	2,3	7,5	3,3	2,3	# 0-0,5
80. A. polybotrya	6,0-23,0	6,8-9,8	(2,1)2,6-3,6	0,4-1,4	2,2-3,4	8,3	3,1	2,7	0,3-1,4
81. A. spectabilis	8,0-48,0	6,9-9,0	2,6-4,0	0,3-1,2	2,0-3,0	7,9	3,3	2,4	0,1-2,0
GUMMIFERAE									
82. A. bidwilli	10,0-18,0	10,2-13,5	7,7-12,5	1,0-1,8	1,1-1,5	11,9	9,4	1,3	0,?-1,5

Les espèces sont affectées du numéro déjà indiqué dans la liste du matériel étudié.
Pour les espèces marquées d'un astérisque, un seul cotylédon a pu être mesuré.

tions *Lc2m = 1,6 lcm et Lc2m = 3,2 lcm.* Le limbe cotylédonaire est globalement elliptique à elliptique étroit ou elliptique oblong (*fig.* 1a, 2ab, 3a), plus rarement obovale à obovale oblong [4]. Le rapport Lc2m/lcm est égal à 1,3 chez *A. bidwilli.* Cette espèce a un limbe cotylédonaire globalement elliptique large à obovale large (*fig.* 4a).

La base amincie du limbe cotylédonaire de la plupart des Acacias *Botryocephalae* étudiés est auriculée. Il faut remarquer néanmoins que, souvent, ces auricules ne sont pas totalement dissociées (*fig.* 3a). Le limbe des *A. baileyana* et *cardiophylla* présente des auricules très courtes (*fig.* 2b) ou, à la limite, peut être dépourvu d'auricules sur certains individus (*fig.* 2a). On peut parfois observer une courte déchirure à l'emplacement normal de la fente séparant les auricules chez *A. baileyana* lorsque le cotylédon s'est légèrement épanoui.

La base du limbe des Acacias *Pulchellae* n'est pas auriculée (*fig.* 1a). Par contre, le cotylédon d'*A. bidwilli* a deux auricules nettes, distinctes jusqu'à la zone d'insertion du pétiole sur le limbe cotylédonaire (*fig.* 4a).

Les cotylédons des Acacias *Pulchellae* et *Botryocephalae* sont sessiles (*fig.* 1a, 2a, 3a). *A. bidwilli,* espèce *Gummiferae* (*fig.* 4a), a un pétiole cotylédonaire court (rapport longueur moyenne totale du cotylédon/longueur moyenne du pétiole voisin de 15).

La cicatrice laissée par les cotylédons sessiles est large. Les traces des deux cotylédons sont ainsi très proches latéralement.

4. Structures cotylédonaires aberrantes.

Sur une plantule d'*A. dealbata* ont été observés 3 cotylédons : l'un de largeur normale s'oppose à 2 cotylédons nettement plus étroits.

5. Nervation [5].

Il faut séparer nettement *A. bidwilli* des Acacias *Pulchellae* et *Botryocephalae.*

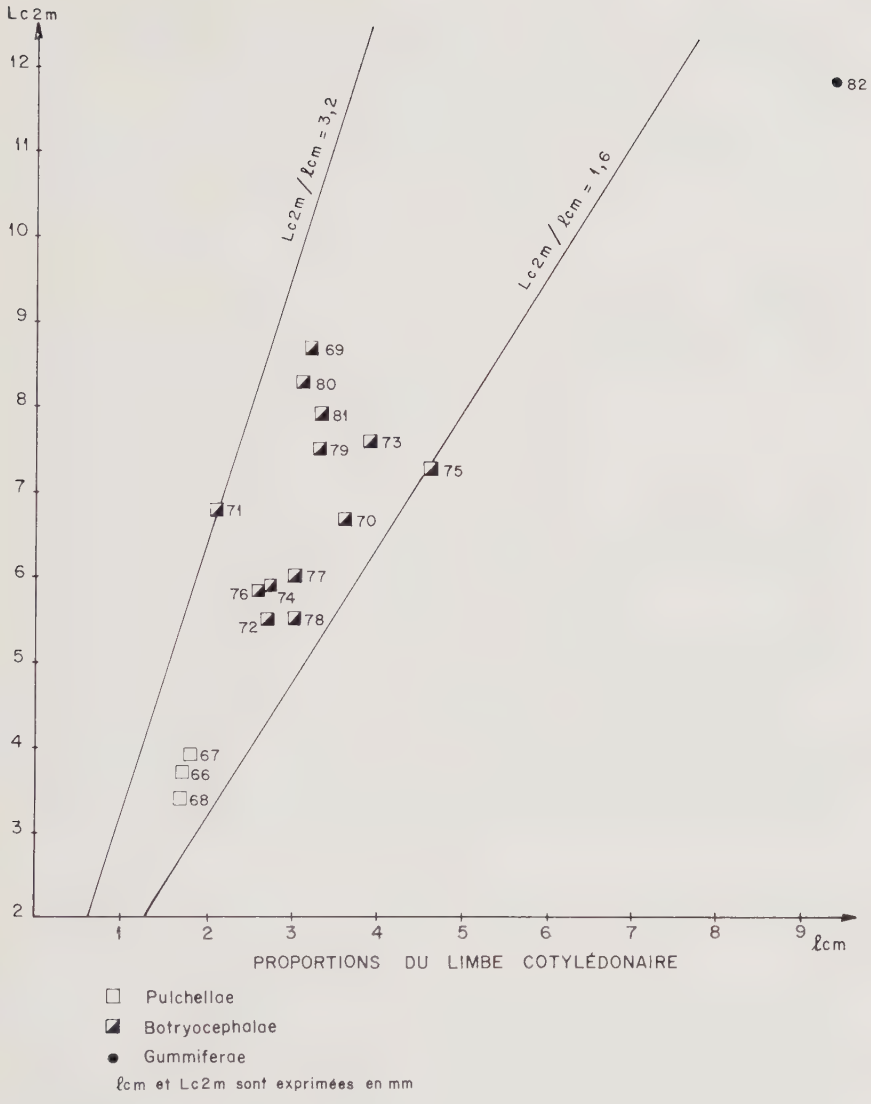
A. bidwilli (*fig.* 4b).

Des deux cordons vasculaires issus de la base du pétiole coty-

---

4. Pour la terminologie descriptive utilisée, voir *Taxon,* vol. XI, n° 8, pp. 246-247, 1962.

5. Nous remercions vivement Mme A. Barbaste qui a réalisé les éclaircissements des cotylédons d'après la méthode de Fuchs (1963).



lédonaire se détachent deux fractions vasculaires médianes qui fusionnent pour constituer la nervure primaire médiane du limbe. La fraction externe de chacun des cordons se subdivise en 2-3 nervures constituant les nervures primaires latérales du limbe, se dissociant elles-mêmes en nervures secondaires. L'ensemble de la nervation du limbe est de type flabellé.

Acacias *Pulchellae* et *Botryocephalae*.

L'aspect de la nervation cotylédonaire est très différent dans ces deux groupes du fait de l'absence de pétiole. La nervation du limbe est ici parallèle à subparallèle (*fig.* 1b, 2c, 3b). L'aspect de la nervation est très généralement celui qui est représenté par la figure 3b. On peut cependant observer parfois, sur un très court trajet, la dissociation des cordons vasculaires analogue à celle que nous décrivons pour *A. bidwilli* (*fig.* 2c).

6. **Durée des cotylédons et épanouissement.**

Les cotylédons des Acacias *Pulchellae* et *Botryocephalae* sont éphémères. Ils ne persistent généralement pas au-delà du stade 2e feuille. Chez *A. muellerana* ils sont même caducs dès le stade 1re feuille. Chez *A. baileyana, leucoclada* subsp. *argentifolia, polybotrya* et, dans certains cas, chez les *A. mearnsii* et *dealbata,* ils peuvent être présents jusqu'au stade 3e feuille.

Ces cotylédons demeurent dressés ou légèrement réfléchis par flexion du limbe au niveau de l'insertion (cf. *fig.* 10a *in* « Acacias à phyllodes », 1970). Très vite vidés de leurs réserves, ils tendent à s'enrouler en gouttière longitudinale par reploiement des bords vers la face inférieure.

A. bidwilli conserve ses cotylédons jusqu'au stade 8e feuille environ. Ceux-ci s'épanouissent à 45° environ. Vers les stades 6e, 7e feuilles, leur surface tend à se rider, avec reploiement partiel des bords vers la face inférieure, mais sans prendre l'aspect en gouttière des cotylédons des *Pulchellae* et *Botryocephalae*.

Remarques sur les observations de Cambage.

Nos observations coïncident globalement avec celles de Cambage en ce qui concerne la forme générale du limbe, l'absence ou la présence de pétiole, les dimensions extrêmes, la couleur et l'aspect des cotylédons lors du flétrissement.

Pour lui les auricules sont toujours présentes sur les cotylédons d'Acacias *Botryocephalae,* mais il n'indique pas si celles-ci sont bien dissociées ou non. Il qualifie les cotylédons d'*A. elata* de « *sagittés* » sans indiquer la nuance qu'il établit entre les termes « *auriculé* » et « *sagitté* ». D'autre part il ne signale pas l'absence d'auricules chez les Acacias *Pulchellae*.

En ce qui concerne les cotylédons, il note simplement que ceux-ci persistent peu sur la plantule.

D. ÉPICOTYLE

Cambage ne mentionne pas l'épicotyle dans ses descriptions.

Les longueurs extrêmes de l'épicotyle sont reportées dans le tableau de la page (7). Dans l'ensemble l'épicotyle est court, dans certains cas il est subnul. Les épicotyles les plus longs (supérieurs à 1 mm) ont été notés chez les *A. polybotrya, elata, spectabilis* et *bidwilli.*

E. STIPULES

Cambage ne fournit à leur sujet que des indications très fragmentaires. Elles ne concernent que certaines feuilles et n'ont pas toujours trait au même caractère (longueur, forme...). Ces données sont ainsi pratiquement inutilisables.

Observations personnelles.

Les observations ont été faites, dans la mesure du possible, de la plantule jusqu'à la plante âgée (au-delà du stade 20e feuille) ou même jusqu'à l'adulte.

L'étude de la nervation a été facilitée par l'utilisation d'un « éclaircissant », mélange à parts égales d'acide chlorhydrique et d'acide lactique (méthode rapide de J. M. Gastaud).

Les stipules sont parcourues par une nervure primaire principale parfois accompagnée de nervures accessoires courtes, naissant à la base de la stipule, plus ou moins disposées en éventail ou parallèles à la nervure primaire [6].

Voici les nombres de nervures observés au niveau des 1re, 2e, 4e, 6e, 8e, 12e feuilles (F1, F2, F3 etc.) et au niveau des feuilles de la plante âgée.

	F1	F2	F4	F6	F8	F12	F pl. âgée
A. drummondii	1	1	1	1	1	1	1
A. pentadenia	1	1	1	1	1	1-3	1-5
A. pulchella	1	1	1	1	1	1	1
A. baileyana	1	1	1-3	1-3	1-4	1	1
A. botrycephala	1	1	1	1	1	1	1

6. Pour la définition des types de nervures, voir « Acacias à phyllodes » 1970, p. 40.

	F 1	F 2	F 4	F 6	F 8	F 12	F pl. âgée
A. cardiophylla	1-2	1-3	2-3 (4)	2-3 (4)	1-4	2-3	1-2
A. dealbata	1-2	1-2	(1) 2	(1) 2 (3)	1-2	1	1
A. deanei	1	1 (2-3)	1 (2-3)	1-2	1 (2)	1	1
A. decurrens	1 (2)	1 (2)	1-3	1-3	3	?	1
A. elata	1	1	1	1	1	1	1
A. irrorata	1	1 (2)	(1) 3-5	2-4	2	?	1
A. leucoclada subsp. *argentifolia*	1	1-2	3-4	3-5	1-3	1-2	1
A. mearnsii	1	1-2	3-4	1-3	1-3	1	1
A. muellerana	1	1-2	1-2	1	1	1	1
A. polybotrya	1	1-5	2-5	2-4	2-4	3	1-2
A. spectabilis	1	1 (2)	1-2	1-2	1-2	1 (2)	?
A. bidwilli	1	1	1	1	1	1	1

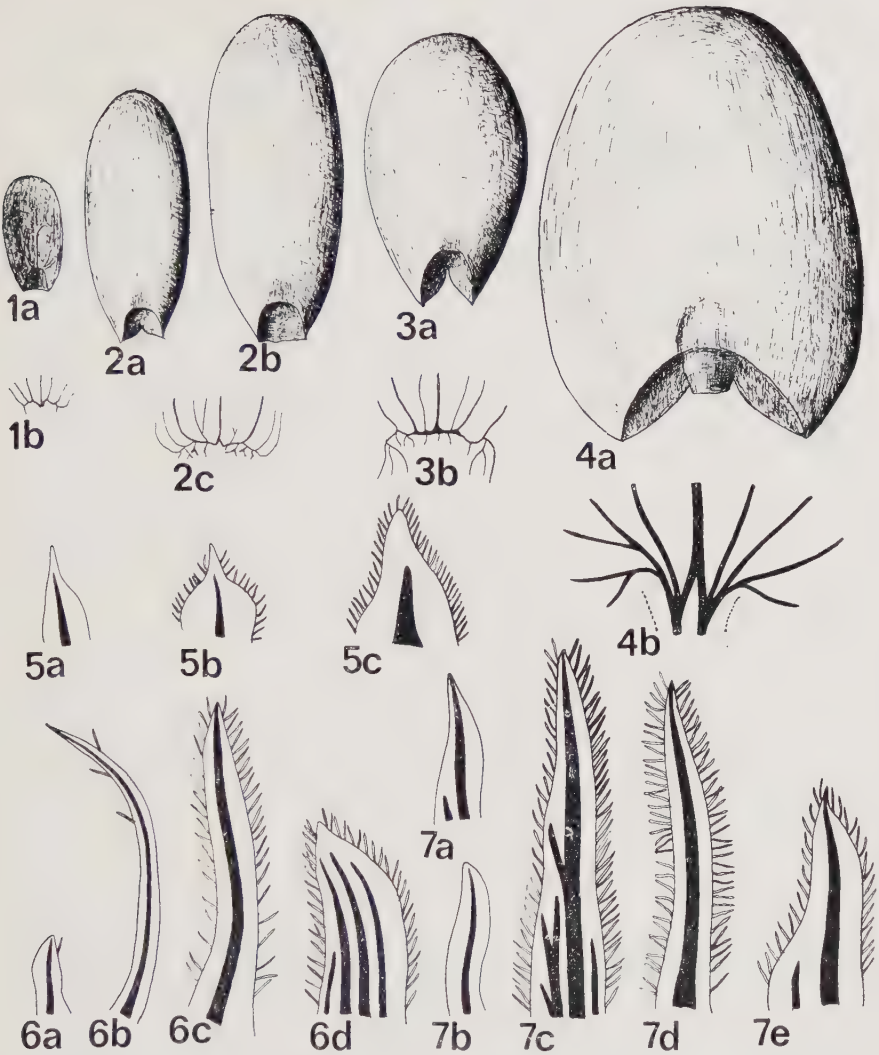
1. **Stipules spinescentes ou parfois légèrement spinescentes.**

Chez *A. bidwilli* les stipules des feuilles primordiales sont munies d'un limbe étroit. Au fur et à mesure que la nervure principale devient plus rigide au cours de l'ontogénie, ce limbe régresse tandis que la longueur de la stipule s'accroît. Lorsque la stipule est épineuse (vers le stade 10e feuille), le limbe est absent; elle se dispose alors horizontalement à subhorizontalement. Ce processus, caractéristique des espèces *Gummiferae*, est détaillé dans la note sur les Acacias africains [1969].

Chez *A. drummondii* les stipules sont uninervées de la plantule à l'adulte. Au cours de l'ontogénie leur longueur croît sensiblement. Elles peuvent devenir filiformes et acquérir une légère rigidité. Elles se disposent alors horizontalement à subhorizontalement.

Chez *A. pentadenia* (*fig.* 6a-d) quelques stipules uninervées de l'adulte sont parfois légèrement rigides et filiformes. Les stipules plurinervées à limbe large demeurent souples. Notons que la taille des stipules d'*A. pentadenia* croît sensiblement de la plantule à l'adulte, quelle que soit la nervation.

Chez *A. pulchella*, à stipules toujours uninervées, la largeur du limbe est variable au cours de l'ontogénie. Certaines stipules sont parfois légèrement rigides (*fig.* 9b), et disposées horizontalement. Leur longueur, d'abord croissante, tend ensuite à décroître. Nous verrons plus loin que dans cette espèce seuls des rameaux axillaires particuliers sont réellement spinescents.



COTYLÉDONS ET STIPULES

FIG. 1 : *A. pulchella*, a : cotylédon, face supérieure (× 5) ; b : nervation de la base du cotylédon (× 10). — FIG. 2 : *A. baileyana*, a, b : cotylédons, face supérieure (× 5) ; c : nervation de la base du cotylédon (× 10). — FIG. 3 : *A. elata*, a : cotylédon, face supérieure (× 5) ; b : nervation de la base du cotylédon (× 10). — FIG. 4 : *A. bidwilli*, a : cotylédon, face supérieure (× 5) ; b : nervation de la base du cotylédon (limites du pétiole marquées par des pointillés) (× 10). — FIG. 5 : *A. botrycephala*, nervation stipulaire (× 20), a : niveau 1re feuille ; b : niveau 6e feuille ; c : niveau feuille de la plante âgée. — FIG. 6 : *A. pentadenia*, nervation stipulaire (× 20), a : niveau 1re feuille ; b : niveau 6e feuille ; c, d : niveaux feuilles de la plante âgée. — FIG. 7 : *A. cardiophylla*, nervation stipulaire (× 20), a, b : niveaux 1re feuille ; c : niveau 6e feuille ; d, e : niveaux feuilles de la plante âgée.

2. **Stipules jamais spinescentes.**

Les espèces *Botryocephalae* n'ont jamais de stipules spinescentes. *A. botrycephala* (*fig.* 5a-c) et *A. elata* ont des stipules toujours uninervées, de longueur substable à légèrement croissante au cours de l'ontogénie.

Les stipules des autres espèces sont généralement uninervées au niveau des feuilles primordiales, passent par un stade plurinervé, pour retrouver sur la plante âgée un type de nervation identique ou très voisin de celui des stades premières feuilles. On constate une augmentation puis une diminution de longueur des stipules parallèlement à la variation du nombre de nervures. Les stipules de la plante âgée sont le plus souvent subtriangulaires larges (*fig.* 5c). Elles peuvent néanmoins être lancéolées chez *A. cardiophylla* (*fig.* 7d).

F. MORPHOLOGIE FOLIAIRE[7]

Les points suivants seront successivement abordés :

1) Nombres de paires de pennes et de folioles de la jeune plantule, modes de succession foliaire.

2) Morphologie des folioles.

3) Morphologie du pétiole.

4) Longueurs relatives des paires proximale et distale de pennes.

5) Glandes foliaires.

6) Particularités.

1. NOMBRES DE PAIRES DE PENNES ET DE FOLIOLES DE LA JEUNE PLANTULE, MODES DE SUCCESSION FOLIAIRE.

On connaît déjà, grâce à Cambage, les nombres extrêmes de paires de pennes et de folioles ainsi que le type de feuilles primordiales de quelques espèces bipennées australiennes. Ces données manquent de précision, généralement à partir du stade 3e feuille, car les résultats sont groupés et portent sur plusieurs feuilles successives. Notre analyse est plus détaillée. Elle fournit d'autre part des indications totalement nouvelles pour certaines espèces. Nous confronterons plus loin nos observations avec celles de Cambage.

---

7. Nous remercions M. Llubes qui a réalisé les photographies illustrant ce chapitre.

Observations personnelles.

a) *Généralités.*

Dans l'exposé des résultats, les abréviations suivantes sont utilisées :

F1, F2, F3... = 1re, 2e, 3e feuilles...

P. = (feuille) pennée,

BIP. = (feuille) bipennée,

p.f. = paire de folioles,

p.P. = paire de pennes.

Les indications entre parenthèses correspondent à des observations peu fréquentes. Dans le cas des feuilles bipennées à plusieurs paires de pennes, les nombres de paires de folioles proximales sont indiqués en premier.

b) *Exposé des résultats.*

Série des *Pulchellae.*

A. drummondii (cf. fig. 1, *in* Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia,* 1965).

F1 : P., 2 p.f. — F2 : P., 2 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 2-3 (4) p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., (2) 3-4 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., (3) 4-5 p.f.

A. pentadenia.

F1 : P., 2 p.f. — F2 : P., 2 p.f.; (BIP., 1 p.P., 4 p.f.). — F3 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 5-7 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 8-13 p.f.

A. pulchella (*cliché* 1, *Pl.* (I)).

F1 : P., 2 p.f. — F2 : P., 2 p.f. — F3 : (P., 2 p.f.); BIP., 1 p.P., 3-5 (6) p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f.

Série des *Botryocephalae.*

A. baileyana.

F1 : P., 4-5 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., (4) 5-7 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-9 p.f.; (BIP., 2 p.P., 3-4 p.f. + 4-6 p.f.). — F4 : BIP., 1 p.P., 5-10 p.f.; BIP., 2 p.P., 5-7 p.f. + 6-10 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 5-7 p.f. + 7-12 p.f.; (BIP., 3 p.P., 5 p.f. + 9 p.f. + 9 p.f.).

A. botrycephala.

F1 : P., 4-6(7) p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., (3) 4-6 (8) p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-8 (10) p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 6-10 (14) p.f.; (BIP., 2 p.P., 11 p.f. + 12 p.f.). — F5 : BIP., 1 p.P., 9-11 p.f.; BIP., 2 p.P., 8-10 p.f. + 8-12 p.f.

A. cardiophylla.

F1 : P., 4-5 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6 p.f. + 6 p.f.). — F3 : BIP., 1 p.P., (3) 6-8 p.f.; BIP., 2 p.P., 4-5 p.f. + 5-8 p.f. — F4 :

(BIP., 1 p.P., 5-6 p.f.); BIP., 2 p.P., 4-6 p.f. + 7-9 p.f.; (BIP., 3 p.P., 4 p.f. + 5-6 p.f. + 8 p.f.). — F5 : BIP., 3 p.P., 4-5 p.f. + 4-7 p.f. + 8-9 p.f.; (BIP., 4 p.P., 5 p.f. + 6 p.f. + 7 p.f. + 10 p.f.; BIP., 5 p.P., 5 p.f. + 6 p.f. + 7 p.f. + 8 p.f. + 9 p.f.).

A. dealbata.

F1 : P., 3-6 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-13 p.f.; (BIP., 2 p.P., 4-5 p.f. + 9-15 p.f.). — F4 : BIP., 1 p.P., 6-12 p.f.; BIP., 2 p.P., (3) 7-9 p.f. + 9-15 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 9-19 p.f.; BIP., 2 p.P., 5-10 p.f. + 10-19 p.f.; (BIP., 3 p.P., 8 p.f. + 14 p.f. + 22 p.f.).

A. deanei.

F1 : P., 4-6 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 4-9 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-11 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 6-11 p.f.; (BIP., 2 p.P., 6-11 p.f. + 7-13 p.f.). — F5 : BIP., 1 p.P., 8-12 p.f.; BIP., 2 p.P., 6-8 p.f. + 8-12 p.f.

A. decurrens.

F1 : P., 3-4 p.f. — F2 : (P., 2 p.f.); BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-7 p.f.;(BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 8 p.f.). — F4 : BIP., 1 p.P., 6-9 p.f.; (BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 8 p.f.). — F5 : BIP., 2 p.P., 4-8 p.f. + 6-11 p.f.

A. elata (cf. fig. 3 *in* Contribution à l'étude des premiers stades foliaires dans le genre *Acacia,* 1965).

F1 : P., 4-6 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 3-6 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-7 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4-10 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 4-9 p.f.

A. irrorata.

F1 : P., 4-6 p.f. — F2 : (P., 4 p.f.); BIP., 1 p.P., 5-7 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-9 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 11-18 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 14-16 p.f.); BIP., 2 p.P., 9-15 p.f. + 15-20 p.f.

A. leucoclada subsp.*argentifolia* (*cliché* 2, *Pl.* (I)).

F1 : P., 4 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-8 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 8-11 p.f.; (BIP., 2 p.P., 8 p.f. + 10 p.f.). — F5 : BIP., 1 p.P., 9-14 p.f.; BIP., 2 p.P., 6-9 p.f. + 9-12 p.f.

A. mearnsii.

F1 : P., 3-5 (6) p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 4-8 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 4-9 p.f.; BIP., 2 p.P., 4-7 p.f. + 6-12 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 6-12 p.f.; BIP., 2 p.P., 6-8 p.f. + 8-14 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 8-12 p.f.); BIP., 2 p.P., 5-11 p.f. + 12-16 p.f.; (BIP., 3 p.P., 6-7 p.f. + 7 p.f. + 12-15 p.f.).

A. muellerana.

F1 : P., 3-4 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 5 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 6-8 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 7-9 p.f. — F5 : BIP., 1 p.P., 9 p.f.; BIP., 2 p.P., 4-6 p.f. + 7-8 p.f.

A. polybotrya.

F1 : P., (3) 4-5 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 4-5 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 5-8 p.f.; (BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 6 p.f.). — F4 : BIP., 1 p.P., 7-9 p.f.; BIP., 2 p.P., 5-7 p.f. + 6-8 p.f. — F5 : BIP., 2 p.P., 5 p.f. + 8-9 p.f.; (BIP., 3 p.P., 4 p.f. + 6 p.f. + 7 p.f.).

A. spectabilis.

F1 : P., 3-5 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., (3) 4-6 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., (3) 4-6 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 4-6 p.f.; BIP., 2 p.P., 4-6 p.f. + 5-9 p.f. — F5 : (BIP., 1 p.P., 5 p.f.); BIP., 2 p.P., 4 p.f. + 6-9 p.f.; BIP., 3 p.P., 3-4 p.f. + 6-7 p.f. + 7-9 p.f.

Série des *Gummiferae*.

A. bidwilli.

F1 : P., 7-12 p.f. — F2 : BIP., 1 p.P., 8-12 p.f. — F3 : BIP., 1 p.P., 8 p.f.; BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 10 p.f. — F4 : BIP., 1 p.P., 7-9 p.f.; BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 10-11 p.f.; (BIP., 3 p.P., 7 p.f. + 7 p.f. + 8 p.f.). — F5 : BIP., 1 p.P., 8 p.f.; BIP., 2 p.P., 9 p.f. + 11 p.f.

c) *Analyse des résultats.*

La première feuille, ici toujours pennée, porte 2 paires de folioles chez les *Pulchellae*, 3-6 (7) paires de folioles chez les *Botryocephalae*, 7-12 paires de folioles chez *A. bidwilli*.
Dès qu'apparaît une feuille bipennée, celle-ci est très généralement munie d'une seule paire de pennes.

Les modes de succession foliaire [8] sont les suivants :

modes (1 A), 1 B : *A. pulchella;*

mode 1 B : *A. drummondii;*

modes 1 B, (2) : *A. pentadenia;*

modes (1 B), 2 : *A. decurrens, A. irrorata;*

mode 2 : *A. botrycephala, baileyana, cardiophylla, dealbata, deanei, elata, leucoclada* subsp. *argentifolia, mearnsii, muellerana, polybotrya, spectabilis, A. bidwilli.*

Une feuille primordiale à structure mixte (mi-pennée mi-bipennée) a été observée sur une plantule d'*A. mearnsii* (cf. *fig.* 7 *in* Vassal, 1965). Dans de très rares cas, les folioles de 2e ordre (folioles des feuilles bipennées) peuvent se subdiviser au moins partiellement. Ce phénomène de tripennation a été remarqué chez les *A. drummondii, cardiophylla* et *deanei* au niveau des folioles proximales et distales.

Remarques sur les observations de Cambage.

Nos observations concordent dans l'ensemble avec celles de Cambage en ce qui concerne les types de feuilles primordiales. Cet auteur n'a cependant pas noté de variations des types de 2e et 3e feuilles chez les *A. pentadenia* et *pulchella*. Dans ces espèces, en effet, les modes 1 A et 2 peuvent exister minoritairement. Les nombres de paires de folioles donnés par Cambage sont sensiblement identiques à ceux que nous avons indiqués plus haut.

8. Voir la définition des modes de succession foliaire *in* « Acacias africains », 1969, p. 32.

2. MORPHOLOGIE DES FOLIOLES.

Cambage n'a fourni que des indications peu nombreuses et imprécises sur les folioles.

Le limbe foliolaire est dissymétrique à la base. Cette dissymétrie est particulièrement accusée chez *A. pentadenia*. La forme du limbe dans la plupart des espèces est globalement elliptique oblongue, à oblongue (*fig.* 8, 9). Chez *A. muellerana*, les folioles acquièrent peu à peu, au cours de l'ontogénie, l'aspect étroitement linéaire qu'elles présentent ensuite sur l'adulte. Toutefois elles sont ovales à cordiformes chez *A. cardiophylla* et souvent obovales chez *A. drummondii*.

La taille des folioles varie sur le même individu. Les folioles de la 1re feuille pennée (ou des deux premières feuilles pennées) sont souvent plus grandes que celles des feuilles bipennées suivantes. Les dimensions des folioles croissent ensuite régulièrement sur les feuilles successives. A l'état adulte, les plus petites folioles ont de 3 à 5 mm de longueur environ (*A. pulchella, baileyana*, etc.). Les plus grandes s'observent chez les *A. drummondii, botrycephala, elata, muellerana, polybotrya* et *spectabilis*. Elles peuvent atteindre 2,5 cm chez *A. muellerana* et 8 cm chez *A. elata*. Cette dernière espèce a, semble-t-il les plus grandes folioles de tous les Acacias connus. La coloration des folioles des feuilles primordiales peut être rose à rouge-violacé, surtout à la face inférieure, chez les *A. baileyana, botrycephala, decurrens, elata, polybotrya*.

Les nervures de la foliole sont généralement peu apparentes à la face inférieure. La nervure primaire est d'ordinaire bien nette; elle peut cependant être difficile à voir chez *A. muellerana* en raison de l'épaisseur importante du limbe. Une à trois nervures accessoires divergent à partir de la base et sont, dans la majorité des cas, repérables (*fig.* 8). La nervation secondaire peut être apparente chez les *A. baileyana, elata, pulchella* et *spectabilis*. La densité de la nervation, observable sur des limbes préalablement éclaircis (méthode citée plus haut), apparaît globalement analogue dans les diverses espèces étudiées (*fig.* 8).

3. MORPHOLOGIE DU PÉTIOLE.

D'une manière générale, le pétiole tend à s'allonger sur la jeune plantule, dans les premières phases de l'ontogénie. Au cours des phases suivantes, et jusqu'aux stades foliaires adultes, la longueur du pétiole diminue, se stabilise ou augmente.

1^er^ cas : nette diminution de longueur du pétiole.

L'exemple le plus caractéristique est celui d'*A. pulchella* (*fig.* 9a-9b; *cliché* 1, *Pl.* (I)). Sur le jeune *Acacia* les pétioles peuvent atteindre 2 cm à 2,5 cm; par diminution progressive de longueur jusqu'à l'adulte, on constate, plus ou moins tôt, la disparition quasi-totale du pétiole. L'adulte de cette espèce a, de ce fait, un aspect très particulier car les deux pennes de la feuille (feuille toujours à une paire de pennes) semblent s'insérer directement sur le rameau ou la tige (*fig.* 9b). Cambage a déjà fait cette constatation mais n'a pas remarqué que la languette terminale ainsi que la glande pétiolaire distale pédonculée (voir plus loin l'étude des glandes) sont ainsi amenées au contact de la tige ou du rameau, dans une association d'apparence complexe avec les deux pennes et un ou deux rameaux axillaires spinescents.

Une tendance semblable à la réduction de longueur du pétiole, bien que moins prononcée, est décelable chez les *A. drummondii, pentadenia, baileyana* (*cliché* 3, *Pl.* (I)) et *cardiophylla,* où le pétiole de la plantule atteint généralement ou dépasse même 1 cm, alors que celui de l'adulte mesure le plus souvent entre 1 et 5 mm.

2^e^ cas : tendance à la stabilisation de la longueur du pétiole, ou possibilités de légères variations de longueur au cours de l'ontogénie.

C'est le cas chez les *A. botrycephala* (*cliché* 4, *Pl.* (I)), *dealbata, deanei, decurrens, irrorata, leucoclada* subsp. *argentifolia, mearnsii, polybotrya, spectabilis* et *bidwilli.*

3^e^ cas : nette augmentation de la longueur du pétiole.

Le pétiole de l'adulte est 2 à 3 fois plus long que celui de la plantule chez *A. muellerana,* 7 à 9 fois chez *A. elata.*

La face adaxiale du pétiole des feuilles primordiales est légèrement creusée en gouttière.

Cette gouttière se maintient au cours de l'ontogénie chez *A. bidwilli.* Elle tend par contre à s'estomper chez la plupart des *Pulchellae* et *Botryocephalae,* à l'exception toutefois des *A. irrorata* et *leucoclada* subsp. *argentifolia.* Ce phénomène est dû à l'apparition d'une saillie longitudinale plus ou moins prononcée au sommet de laquelle la gouttière persiste parfois sous forme d'un sillon peu prononcé. Chez *A. muellerana,* cette crête adaxiale corespond à un véritable aplatissement vertical (*fig.* 11ab) exprimant une nette tendance à la phyllodinisation.

Le même phénomène intéresse d'ailleurs le rachis primaire (*fig.* 9ab, 11a, 12, 13) ainsi parfois que le rachis secondaire (*fig.* 11a).

4. LONGUEURS RELATIVES DES PAIRES PROXIMALE ET DISTALE DE PENNES.

Sur la feuille bipennée pluripennée, la paire proximale de pennes est généralement de longueur analogue à celle de la paire distale (*cliché* 4, *Pl.* (I)), ou parfois légèrement plus courte que celle-ci. Les pennes intermédiaires sont de longueur peu différente des pennes distale et proximale. Toutefois les feuilles des *A. baileyana* (*cliché* 3, *Pl.* (I)), *cardiophylla* et *pentadenia* ont des pennes proximales nettement plus courtes que les pennes distales (jusqu'à 8 fois chez *pentadenia*). L'aspect de la feuille est alors « en éventail » car la longueur des pennes croît globalement de l'extrémité proximale vers l'extrémité distale.

5. GLANDES FOLIAIRES.

Nous renvoyons, pour les généralités relatives à ce paragraphe, à la page 63 *in* « Acacias à phyllodes », 1970.

Observations personnelles.

a. Stade d'apparition et situation des glandes.

Des glandes foliaires ont été observées dans toutes les espèces étudiées. Nous distinguerons les glandes pétiolaires d'une part et les glandes du rachis primaire et secondaire des feuilles bipennées d'autre part. Il n'a pas été observé de glandes sur le rachis primaire de la feuille pennée.

α. **Glandes pétiolaires (stade foliaire penné à bipenné).**

La première feuille, pennée, peut être pourvue d'une glande située dans le quart ou le tiers supérieur du pétiole, plus rarement entre les deux folioles proximales (glande pétiolaire « distale ») [9], chez les *A. botrycephala, dealbata, decurrens, elata, mearnsii, polybotrya* et *spectabilis*.

9. Nous appelons « glande pétiolaire distale » la glande située à l'insertion de la paire proximale de pennes (feuille bipennée) ou de folioles (feuille pennée) (Cf. l'introduction à l'étude des glandes foliaires des Acacias américains et asiatiques, 1971.)

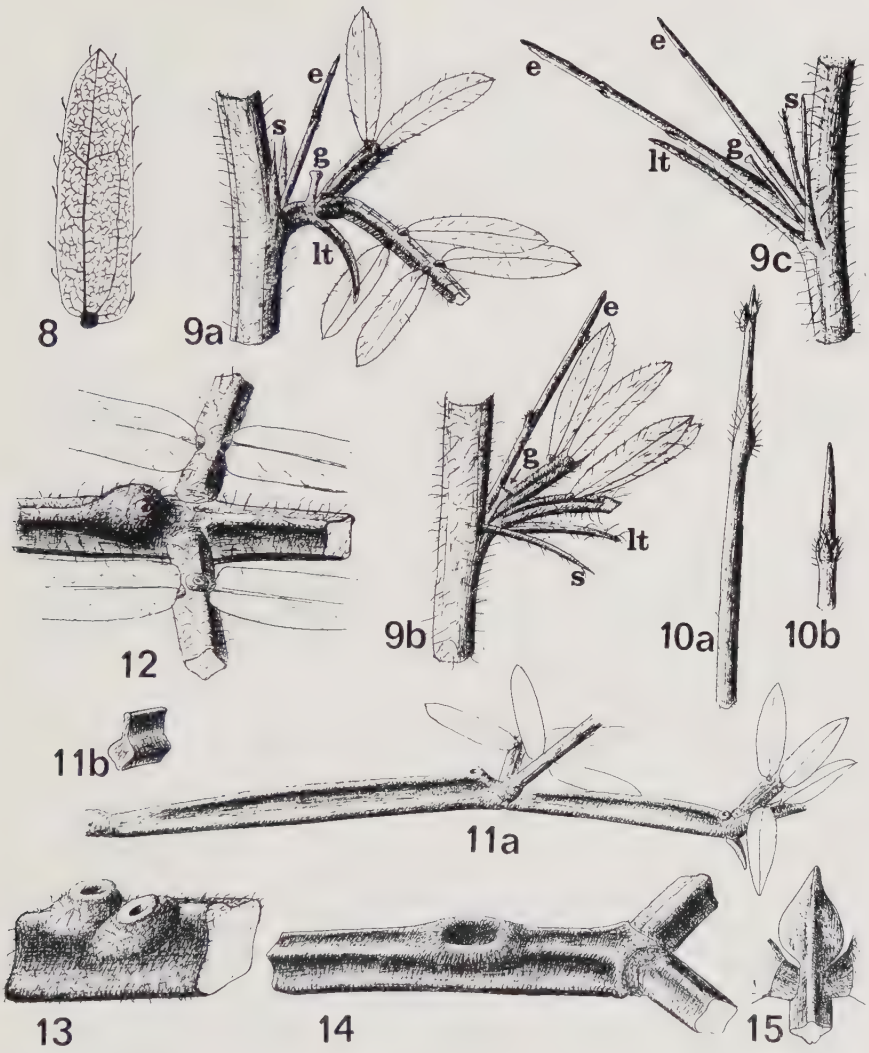


Fig. 8 : *A. botrycephala,* foliole de 2e feuille (× 8). — Fig. 9 : *A. pulchella,* (× 8), a : stade 8e feuille; b : stade 15e feuille; c : plante âgée (feuille enlevée). — Fig. 10 : *A. pulchella* (× 20), a : épine courte axillaire; b : sommet d'épine courte axillaire. — Fig. 11 : *A. muellerana,* 8e feuille (× 5), a : feuille entière; b : fragment de section au milieu du pétiole. - - Fig. 12 : *A. baileyana,* glandes urcéolées des rachis primaire et secondaire sur une feuille de la plante âgée (× 12). — Fig. 13 : *A. mearnsii,* glandes urcéolées couplées sur le rachis primaire (× 12). — Fig. 14 : *A. botrycephala,* glande pétiolaire nidiforme, niveau 2e feuille (× 12). — Fig. 15 : *A. dealbata,* languette terminale foliacée, niveau 1re feuille, face abaxiale (× 20).

Abréviations : e : rameau axillaire épineux; g : glande foliaire; lt : languette terminale; s : stipules.

Les deux premières feuilles pennées des *Pulchellae* ne sont pas glanduleuses.

Le pétiole des feuilles bipennées est glanduleux en général dès les stades 2e à 3e feuilles (*fig.* 14), au plus tard au stade 4e feuille, dans toutes les espèces bipennées australiennes étudiées. La glande est alors située vers le milieu du pétiole ou dans la moitié supérieure de celui-ci (souvent dans le tiers supérieur). La glande peut être visible dans le tiers inférieur du pétiole sur quelques plantules des *A. elata, irrorata* et *deanei,* ou d'emblée au point d'insertion de la paire unique de pennes (glande pétiolaire distale) chez les *A. pulchella, drummondii, baileyana* et *bidwilli.*

Au cours de l'ontogénie, la glande pétiolaire tend généralement à prendre la position distale, si cette situation n'a pas été acquise précocement sur la plantule. Mais, sur l'adulte, la glande peut persister dans le tiers supérieur du pétiole, à proximité immédiate de l'insertion de la paire proximale de pennes. Ce fait semble de règle chez les *A. mearnsii, pentadenia,* facultatif chez les *A. baileyana, botrycephala, deanei, leucoclada* subsp. *argentifolia, polybotrya* et *spectabilis.* Chez *A. elata* la glande demeure dans la moitié supérieure du pétiole, nettement éloignée de l'insertion de la paire proximale de pennes. Cette même espèce peut être pourvue, ainsi qu'*A. deanei,* d'une deuxième glande dans la moitié inférieure du pétiole.

β. Glandes du rachis primaire des feuilles bipennées.

Dès qu'apparaissent les feuilles à plusieurs paires de pennes, des glandes sont susceptibles de naître sur le rachis primaire. Parfois elles ne sont visibles qu'au niveau des pennes distales ou dans les interpennes distales.

La position des glandes du rachis est généralement homologue de celle de la glande pétiolaire (voir plus haut) : lorsque celle-ci est située dans le tiers ou la moitié supérieure du pétiole, les glandes rachidaires sont visibles dans les interpennes à une distance plus ou moins grande de l'insertion des pennes. Lorsque la glande pétiolaire est en position distale, donc au niveau de la paire proximale de pennes, les glandes du rachis se situent à l'insertion de toutes les autres pennes ou d'une partie de celles-ci (*fig.* 11a, 12). On observe fréquemment deux glandes dans les interpennes, chez *A. mearnsii* (parfois couplées, *fig.* 13) et *A. leucoclada* subsp. *argentifolia,* mais, dans ce cas, aucune glande n'est visible à l'insertion des pennes. Chez *A. deanei* le rachis de la feuille adulte porte généralement une glande à l'insertion des pennes et une glande, d'ordinaire plus petite, située dans l'interpenne.

γ. Glandes du rachis secondaire des feuilles bipennées.

Ces glandes n'ont été observées que chez les Acacias *Botryocephalae*. Elles apparaissent surtout près de l'insertion de quelques paires distales ou proximales (*fig.* 12); parfois la même penne porte des glandes proximales et distales. Ces glandes sont visibles sur le jeune *Acacia* bipenné. Elles ont été observées sur quelques plantules des *A. baileyana* (*fig.* 12), *botrycephala, elata, mearnsii, muellerana* et *polybotrya.*

b Morphologie des glandes

Au cours de l'ontogénie, on assiste à des augmentations sensibles de taille et parfois à des variations de forme de glandes.

Voici les trois types de glandes observés sur le jeune *Acacia* après le stade 10e feuille :

— glandes pédonculées, caractéristiques d'*A. pulchella* (*fig.* 9a-c);

— glandes elliptiques à circulaires, plus ou moins saillantes, nidiformes, présentes chez les *A. drummondii, pentadenia, botrycephala* (*fig.* 14), *cardiophylla, elata, muellerana* (*fig.* 11a), *polybotrya, spectabilis* et *bidwilli,* parfois elliptiques étroites à oblongues sur les pétioles des *A. elata, botrycephala* et *spectabilis;*

— glandes à tendance urcéolée, à petit orifice bordé d'une lèvre souvent étroite, saillantes (sauf chez *A. leucoclada* subsp. *argentifolia*), visibles chez les *A. baileyana* (*fig.* 12), *dealbata, deanei, decurrens, irrorata, leucoclada* subsp. *argentifolia* et *mearnsii* (*fig.* 13).

La distinction entre les glandes à tendance urcéolée et les glandes nidiformes peut être faite en observant celles-ci de face. Dans le cas des glandes urcéolées, la paroi (fréquemment poilue) de la glande est visible tout autour de l'orifice, c'est-à-dire à l'entour de la lèvre qui borde celui-ci. On ne voit par contre de la glande nidiforme que la lèvre souvent épaisse, de couleur claire, bordant l'orifice.

Il est important de noter que le type de glande urcéolé n'est pas nécessairement acquis d'emblée au cours de l'ontogénie : ainsi, les premières feuilles des *A. dealbata, deanei, decurrens, irrorata, leucoclada* subsp. *argentifolia* et *mearnsii* portent des glandes de type nidiforme qui se modifient peu à peu sur les feuilles successives pour acquérir l'aspect urcéolé (en général avant le stade 10e feuille). Par contre les glandes d'*A. baileyana* sont précocement urcéolées sur la très jeune plantule (premiers stades foliaires).

Les glandes d'*A. pulchella* ont un pédoncule pouvant atteindre 2 mm de long. Le diamètre (ou la longueur) des glandes varie de 0,2 à 6 mm environ pour les glandes nidiformes et de 0,2 à 1,3 mm pour les glandes urcéolées. Les plus petites glandes, sur les feuilles de l'adulte, ont été observées sur l'*A. leucoclada* subsp. *argentifolia* (0,3-0,4 mm), les plus grandes chez *A. botrycephala* et *A. elata* (6 mm environ).

La couleur des glandes est généralement verdâtre à brunâtre.

Remarques sur les observations de Cambage et Hardy.

Cambage précise pour quelques espèces seulement le stade d'apparition des glandes sur la plantule. Dans ce cas nos observations concordent avec les siennes. Notons qu'il ignore les glandes pédonculées d'*A. pulchella*.

Pour sa part Hardy [1912] donne peu d'indications ontogéniques. Il reconnaît la précocité d'apparition de la glande sur la feuille des Acacias bipennés et l'absence de glande distale sur le rachis primaire du jeune *A. elata*.

Cambage et Hardy ne fournissent aucune précision sur les types de glandes et les variations de position de celles-ci au cours de l'ontogénie.

6. PARTICULARITÉS.

Il n'a pas été observé de stipelles dans les différentes espèces bipennées australiennes étudiées.

La languette terminale des pennes peut être exceptionnellement remplacée par une lame foliacée symétrique non pétiolulée. Ceci a été observé sur une première feuille pennée d'*A. dealbata* (*fig.* 15) et sur une penne de 5e feuille bipennée d'*A. pulchella*.

L'atrophie des feuilles est possible sur les rameaux épineux d'*A. pulchella*. Nous traitons de ce cas dans un paragraphe particulier.

G. MORPHOLOGIE DES ÉPINES CHEZ A. PULCHELLA (*fig.* 9a-c; 10ab)

R. Brown, créateur de l'espèce *pulchella*, considère que la spinescence de cet *Acacia* est d'origine stipulaire [1813]. De Candolle indique ce même caractère dans sa diagnose [1825]. Bentham, en 1864, précise par contre qu'il s'agit d'une spinescence d'origine axillaire et considère ces épines comme des rameaux ou des pédoncules floraux avortés. Il se contredit en 1875, dans l'intro-

duction à la révision des *Mimoseae,* en signalant l'existence d'une spinescence stipulaire chez les *Pulchellae* (alors que, dans le même ouvrage, il n'est fait mention, dans cette série, que de la spinescence d'origine axillaire d'*A. pulchella!*). Cambage [1923], dans la description de la plantule d'*A. pulchella,* souligne bien que les épines sont axillaires.

Si l'on étudie l'ontogénie de cette espèce, on remarque que les stipules persistent généralement jusqu'à l'adulte mais ne peuvent acquérir qu'une très faible rigidité (voir plus haut). Entre les stades 5e et 10e feuilles peut naître, à l'aisselle des feuilles, une épine courte, rougeâtre et glabrescente (*fig.* 9a). Celle-ci est parfois, par la suite, accompagnée d'une autre épine également axillaire mais généralement plus courte (*fig.* 9c). Ces épines portent de petits organes d'aspect écailleux subtriangulaires et poilus (*fig.* 10ab). Elles peuvent coexister avec le pédoncule floral à l'aisselle d'une même feuille.

Des rameaux moyens à longs, sur l'adulte, peuvent être eux-mêmes spinescents à leur extrémité. La partie inférieure est normalement feuillée et poilue alors que l'apex est rougeâtre, glabrescent et porte des petits organes écailleux identiques à ceux de l'épine axillaire courte. A l'aisselle des feuilles bipennées basales de ces rameaux peuvent naître des épines courtes du type déjà décrit.

Quelle est la valeur des organes écailleux et des épines courtes? L'étude des rameaux épineux moyens ou longs de l'adulte permet de donner une interprétation. De la base au sommet de ceux-ci, les feuilles bipennées cèdent la place aux organes écailleux isolés ou groupés par 2 à 3. Les deux pennes de la feuille, groupées en faisceau avec la languette terminale et les deux stipules (voir plus haut), disparaissent. Il ne reste donc que les stipules et la languette qui, en se raccourcissant, acquièrent l'aspect des organes écailleux. L'écaille isolée correspond vraisemblablement à la languette terminale de la feuille bipennée. Elle peut être flanquée de deux stipules (écailles par trois). Les écailles couplées s'identifient probablement à deux stipules. Un phénomène comparable de réduction de feuilles a été observé par Neville [1961] sur des rameaux longs épineux de *Gleditschia triacanthos :* les feuilles bipennées cèdent la place à des écailles vers le sommet de l'épine.

Les épines courtes sont donc des rameaux. Elles portent en effet, comme les sommets de rameaux épineux moyens ou longs, des vestiges de feuilles ayant valeur de stipules et de languette terminale (*fig.* 10 ab).

H. PHYLLOTAXIE DES PREMIÈRES FEUILLES

La situation respective des deux premières feuilles est la suivante :

— opposée, subopposée chez les *A. drummondii, pentadenia, pulchella;*

— (opposée), alterne chez les *A. decurrens, irrorata;*

— alterne dans toutes les autres espèces.

Les feuilles suivantes s'insèrent sur deux hélices dextrorses ou sinistrorses. Chaque cotylédon constitue le point de départ d'une hélice différente. Les deux premières feuilles se situent sur deux hélices distinctes.

I. PILOSITÉ

Seules des observations macroscopiques ont été réalisées.

Toutes les espèces étudiées sont pourvues de poils glanduleux, multicellulaires, globuleux, en massue, ou parfois linéaires. Ils sont plus abondants aux aisselles des cotylédons, des feuilles, pennes et folioles. Des poils glanduleux épars sont également possibles dans ces diverses espèces, sauf semble-t-il chez *A. bidwilli,* mais leur densité est généralement faible. Notons toutefois que l'abondance de ces poils peut donner un aspect gluant à l'appareil végétatif d'*A. botrycephala* au niveau des jeunes organes.

L'abondance des poils tecteurs varie selon les espèces mais aussi, dans certains cas, selon les individus d'une même espèce. La très jeune plantule est peu poilue, même si l'adulte est pourvu d'un tomentum très dense. Les stipules des premières feuilles sont ainsi glabres à glabrescentes alors que les stipules de l'adulte peuvent être fortement poilues. Elles acquièrent peu à peu cette pilosité au cours de l'ontogénie (*fig.* 5-7). Ces poils sont d'ordinaire blanchâtres ou parfois jaunes dorés (*A. elata, irrorata, mearnsii...*), surtout sur les jeunes pousses. Cette pilosité devient peu à peu :

— dense chez les *A. cardiophylla, irrorata, leucoclada* subsp. *argentifolia, mearnsii;*

— dense à moyennement dense chez les *A. pulchella, dealbata, deanei, polybotrya, bidwilli.*

Elle demeure faible chez les *A. drummondii, decurrens, elata, pentadenia,* ou nulle à subnulle chez *A. muellerana.*

A. baileyana, botrycephala et *spectabilis* ont une pilosité de densité variable selon les individus.

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

Notre but consiste à établir un classement des Acacias bipennés australiens à partir des données ontogéniques exposées plus haut. Cambage n'a pas exploité les résultats de ses études monographiques sur les plantules de quelques espèces bipennées. Une telle tentative n'a donc jamais été faite.

Voici, en premier lieu, les points communs aux divers Acacias bipennés australiens étudiés.

La germination est phanérocotylaire. L'hypocotyle est bien développé. Le collet est marqué par une crête annulaire ou par un net rétrécissement. La première feuille est toujours pennée. Les feuilles s'insèrent sur deux hélices dextrorses ou sinistrorses. Les folioles sont penninerves et dissymétriques à la base. Les glandes foliaires apparaissent précocement sur les plantules. La glande pétiolaire tend à prendre une position distale. Les poils glanduleux sont toujours présents ,surtout aux insertions des cotylédons, des feuilles, pennes et folioles.

SUBDIVISIONS PROPOSÉES

COTYLÉDONS PÉTIOLÉS

— cotylédons auriculés, charnus, verts sur les deux faces, à limbe globalement elliptique large à obovale large (Lc2m/lcm = 1,3) et de grande taille (Lc2m voisine de 12 mm), à nervation flabellée, pouvant persister jusqu'au stade 8e feuille;

— hypocotyle verdâtre;

— stipules devenant nettement épineuses au cours de l'ontogénie;

— gouttière pétiolaire tendant à persister jusqu'à l'adulte;

— première feuille à 7-12 paires de folioles.

..... *A. bidwilli*

COTYLÉDONS SESSILES

— cotylédons auriculés ou non, peu charnus, fréquemment roses à violacés (à la face inférieure essentiellement), à limbe globalement elliptique à elliptique étroit ou oblong, petits à moyens (Lc2m = 3,4-8,7 mm), à nervation subparallèle à parallèle, ne persistant pas au-delà du stade 3e feuille;

— hypocotyle fréquemment rose à violacé;

— stipules très rarement subspinescentes;

— gouttière pétiolaire tendant généralement à disparaître alors que se développe une saillie médiane adaxiale plus ou moins prononcée:

— première feuille à 2-6 (7) paires de folioles.

Cotylédons non auriculés.

— mode de succession foliaire 1B dominant (très exceptionnellement 2 chez *A. pentadenia* et 1A chez *A. pulchella*);

— cotylédons petits (Lc2m = 3,4-3,9 mm);

— limite épicotyle-hypocotyle peu marquée (fin sillon ou léger rétrécissement annulaire); épicotyle parfois plus épais que l'hypocotyle;

— stipules tendant parfois à devenir légèrement rigides, souvent réfléchies;

— première feuille (pennée) à deux paires de folioles.

★ pétiole foliaire devenant nul au cours de l'ontogénie; glandes nettement pédonculées; rameaux axillaires épineux porteurs de feuilles réduites, au moins à leur extrémité. .... *A. pulchella*

★ pétiole foliaire devenant court (3-5 mm environ) après une légère réduction au cours de l'ontogénie; glandes nidiformes généralement peu saillantes; rameaux axillaires non épineux :

■ 5e feuille à (3) 4-5 paires de folioles; stipules toujours uninervées ..... *A. drummondii*

■ 5e feuille à 8-13 paires de folioles; stipules demeurant uninervées ou tri à pentanervées sur l'adulte .. *A. pentadenia*

Cotylédons plus ou moins nettement auriculés.

— mode de succession foliaire 2 dominant (mode 1B exceptionnel chez les *A. decurrens* et *irrorata*);

— cotylédons de dimensions moyennes (Lc2m = 5,5-8,7 mm);

— limite épicotyle-hypocotyle marquée par une saillie plus ou moins prononcée (cotylédons légèrement engainants); épicotyle moins épais que l'hypocotyle;

— stipules non épineuses;

— 1re feuille (pennée) à 3-6 (7) paires de folioles.

★ glandes demeurant nidiformes au cours de l'ontogénie :

■ cotylédons à auricules développées mais généralement non totalement dissociées; paire proximale de pennes légèrement plus courte que la paire distale ou de longueur analogue à celle-ci :

□ pétiole s'allongeant nettement au cours de l'ontogénie :

◇ tendance nette à la phyllodinisation; stipules passant par un stade plurinervé ..... *A. muellerana*

◇ crête médiane légère sur la face adaxiale du pétiole; stipules toujours uninervées ..... *A. elata*

□ pétiole de longueur substable à peu variable du jeune *Acacia* à l'adulte; crête médiane plus ou moins prononcée à la face adaxiale du pétiole :

◇ stipules toujours uninervées ..... *A. botrycephala*

◇ stipules passant par un stade plurinervé .... *A. polybotrya, A. spectabilis*

■ cotylédons très faiblement auriculés (ou, à la limite, non auriculés sur certains individus); paire proximale de pennes en général nettement plus courte que la paire distale; pétiole tendant à se raccourcir nettement au cours de l'ontogénie; stipules passant par un stade plurinervé; crête médiane sur la face adaxiale du pétiole (mais gouttière encore reconnaissable sous la forme d'un étroit sillon) .... *A. cardiophylla*

★ glandes plus ou moins précocement urcéolées, généralement saillantes (sauf chez *A. leucoclada* subsp. *argentifolia*); stipules passant par un stade plurinervé; crête médiane plus ou moins prononcée sur la face adaxiale du pétiole, parfois sillonnée, ou gouttière pétiolaire persistant sur l'adulte (*A. irrorata, A. leucoclada* subsp. *argentifolia*) :

■ cotylédons à auricules développées mais généralement non totalement dissociées; paire proximale de pennes légèrement plus courte que la paire distale ou de longueur analogue à celle-ci; pétiole de longueur substable à peu variable du jeune *Acacia* à l'adulte; glandes à tendance urcéolée après le stade 10e feuille environ ..... *A. dealbata, deanei, decurrens, irrorata, leucoclada* subsp. *argentifolia, mearnsii* (sous-groupe « *decurrens* »).

■ cotylédons très faiblement auriculés (ou, à la limite, non auriculés sur certains individus); paire proximale de pennes nettement plus courte que la paire distale; pétiole tendant à se raccourcir nettement au cours de l'ontogénie; glandes urcéolées dès les premiers stades foliaires .... *A. baileyana*

REMARQUES SUR LES SUBDIVISIONS PROPOSÉES

Les trois grandes subdivisions établies à partir des données ontogéniques se superposent exactement aux séries de Bentham : *Gummiferae, Pulchellae, Botryocephalae*. Les caractères distinctifs sont bien tranchés; toutefois ceci n'exclut pas les affinités entre *Pulchellae* et *Botryocephalae* qui, par leurs caractères ontogéniques, s'opposent nettement aux Acacias *Gummiferae*. En dehors des caractères communs cités plus haut, plusieurs espèces de ces deux groupes manifestent en outre une tendance analogue à la réduction de longueur du pétiole au cours de l'ontogénie; d'autre part les pennes distale et proximale peuvent être de longueurs très nettement différentes. Les affinités phylétiques probables entre ces deux groupes restent à préciser.

Les *Botryocephalae* constituent un ensemble homogène du point de vue ontogénique, par conséquent difficile à subdiviser. Le nombre de caractères blastogéniques différentiels est en effet restreint. Certaines tendances telles que « auriculation plus ou moins complète des cotylédons » et « phyllodinisation » sont en outre plus aisément utilisables dans un classement de type phylétique. Les subdivisions proposées dans ce groupe sont destinées à apporter une première clarification aux problèmes taxonomiques de détail, et doivent constituer un premier pas vers une systématique plus naturelle.

Les différentes subdivisions proposées seront étayées, ultérieurement, par l'introduction de divers caractères morphologiques de l'adulte tels que nombre et situation des glandes foliaires, nombres de paires de pennes et de folioles etc...

En conclusion, les données ontogéniques corroborent les résultats de Bentham. Il reste à apprécier avec plus de précisions les subdivisions de détail et les relations phylétiques entre groupes. Une synthèse des connaissances actuelles sur le genre *Acacia* nous y aidera.

BIBLIOGRAPHIE

Bailey (L.H.). 1947. The standard cyclopedia of horticulture. T. I, pp. 178-190, New York, Mac Millan Company.

Bentham (G.). 1842. Notes on *Mimoseae* with a short synopsis of species. The London Journal of Botany of Hooker, vol. I, pp. 318-392.

Bentham (G.). 1864. *Flora australiensis*. Vol. 2, pp. 301-421, Londres.

BENTHAM (G.). 1875. Revision of the suborder *Mimoseae*. *Trans. Linn. Soc. London*, 30, pp. 335-668, plates LXVI-LXX.

BLACKHALL (W.E.). 1959. How to know western australian wildflowers. Part 1. *Mimosaceae* pp. 196-207, University of Western Australia Press.

BRENAN (J.P.M.) & R. MELVILLE. 1960. The latin name of the Black Wattle. *Kew Bulletin*, 14, pp. 37-39, 2 pl.

BROWN (R.). 1813. *Genera et species plantarum quae in horto kewensi coluntur; in* AITON : *Hortus Kewensis*, vol. 5, pp. 460-468; reprint in Miscellaneous Botanical Works of R. BROWN, 1867, pp. 445-447, London.

CAMBAGE (R.H.). 1916/28. *Acacia seedlings*. Parts II, IV, VII à XIII. *Journ. Proceed. Roy. Soc. New South Wales*, T. L, LII, LV, LVI, LVII, LVIII, LIX, LX, LXII; pp. 143-164, 410-434, 105-123, 130-148, 283-299, 213-229, 230-248, 85-103, 152-167, Sydney.

CANDOLLE (A.P. de). 1825. *Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis*, tome II, Paris.

CHOPINET (R.). 1951. Acacias introduits et cultivés dans les jardins méditerranéens. *Ann. Inst. nat. Rech. agron.*, série B, N° 4, pp. 560-622, Paris.

DUKE (J.A.). 1965. Keys for the identification of seedlings of some prominent woody species in eight forest types in Puerto Rico. *Annals of the Missouri Botanical Garden*, 52, pp. 314-350, 21 pl. h.-t.

EWART (A.J.). 1930. *Flora of Victoria*. 1 vol., 1257 p., 349 fig., Melbourne.

HARDY (A.D.). 1912. The distribution of leaf glands in some victorian acacias. *Vict Nat.*, 29, pp. 26-32.

JAHANDIEZ (E.). 1924. Caractères botaniques des *Acacia dealbata, decurrens* et *mollissima*. *Rev. Bot. appl.* et *Agr. col.*, mars 1924, pp. 179-181.

LUBBOCK (J.). 1892. A contribution to our knowledge of seedlings. Vol. 1, 608 p., London.

MIÈGE (E.). 1927. Caractères distinctifs des *A. mollissima* et *normalis*. *Rev. Bot. appl. et Agr. col.*, VII, pp. 735-738.

MUELLER (F. von). 1888. Iconography of australian species of *Acacia* and cognate genera. 13e décade avec planches, Melbourne.

NEVILLE (P.). 1961. Influence de la feuille, à ses premiers stades, sur la morphogenèse végétative chez *Gleditschia triacanthos L. Mémoires Soc. Bot. France*, Colloque sur les plantes médicinales, 6 mai 1961, pp. 120-127, 4 Pl., Paris.

NEWMAN (I.V.). 1933. Studies in the australian acacias. I — General introduction; II — The life history of *Acacia Baileyana*, part 1-some ecological and vegetative features, spore production and chromosome number. *Journ. linn. Soc. London, Bot.*, 49, pp. 133-167.

TINDALE (M.). 1966. New taxa of *Acacia* from eastern Australia. II. *Proceed. linn. Soc. New South Wales*, T. 91, N° 2, pp. 147-151.

TINDALE (M.). 1968. A key to the larger species of *Acacia*. In ANDERSON (R.H.), the trees of New South Wales. New South Wales Department of Agriculture, Sydney, pp. 149-432.

TROLL (W.). 1939. Vergleichende morphologie der höheren pflanzen, band I, teil 2, Berlin.

VASSAL (J.). 1969. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias africains. *Bull. Soc. hist. nat. Toulouse*, 105, 1/2, pp. 44-111, 68 fig., XVI phot., 1 tabl.

Vassal (J.). 1970. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias insulaires des Océans indien et Pacifique : Australie, Formose, île Maurice et Hawaii. I, les acacias à phyllodes ou *Phyllodineae*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 106, 1/2, pp. 191-276, VI pl. h.-t., 73 fig., 3 tabl.

(Laboratoire de Botanique et Biogéographie, Université Paul Sabatier, Toulouse).

(*Trav. du Labo. forestier de Toulouse* t. I, vol. VIII, art. XIV, 1971.)

Légende de la planche hors-texte n° (I)

1. Plantule d'*A. pulchella* (× 0,8). — 2. Plantule d'*A. leucoclada* subsp. *argentifolia* (× 0,8). — 3. *A. baileyana*, 7e feuille (× 0,8). — 4. *A. botrycephala*, 7e feuille (× 0,8).

1

2

3

4

EXTRAIT DU BULLETIN DE LA SOCIÉTÉ D'HISTOIRE NATURELLE DE TOULOUSE
T. 107, 1971, PP. 191-246.

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES GRAINES D'ACACIA

par J. VASSAL

RÉSUMÉ.

Dans cette note sont exposés les résultats de recherches de séminologie comparée portant sur 127 espèces d'Acacias issus de différentes séries de BENTHAM (*Phyllodineae, Pulchellae, Botryocephalae, Vulgares, Gummiferae*). Après une description détaillée de la morphologie des graines, les espèces sont classées fondamentalement d'après les types de funicules et, dans le détail, selon plusieurs critères tels que « épaisseur relative des téguments », « importance relative du hile et de la trace raphéale », « types de formes » etc... Il se dégage de ce classement que les *Phyllodineae, Pulchellae* et *Botryocephalae* ont des affinités très sensibles (notamment concrétisées par l'orientation raphéale du funicule à proximité du hile). Dans cet ensemble de séries australiennes, les *Phyllodineae* constituent un groupement très diversifié alors qu'une unité apparaît dans les *Pulchellae et Botryocephalae.* Les *Gummiferae* et *Vulgares* (dont le funicule a une orientation très généralement anti-raphéale près du hile) constituent deux groupes à caractéristiques séminales distinctes. Les *Gummiferae,* malgré leur diversification, manifestent une certaine cohésion globale. Les *Vulgares* sont hétérogènes et doivent être subdivisées essentiellement d'après les types de formes et de funicules.

HISTORIQUE ET BUT RECHERCHÉ

La morphologie des graines d'Acacias est encore imparfaitement connue.

En ce qui concerne la morphologie externe les données sont très fragmentaires. F. V. MUELLER publie, en 1887 et 1888, une série de documents iconographiques où de nombreuses graines d'espèces australiennes sont figurées. En 1914, HICKEL donne la description de sept espèces d'Acacias communs sur le littoral méditerranéen. CAMBAGE fournit de 1915 à 1928, à l'occasion de ses monographies sur l'ontogénie des Acacias australiens, d'intéressantes indications sur la forme, la couleur et les dimensions extrêmes des semences. En 1946, BOELCKE décrit de façon détaillée 19 espèces d'*Acacia* d'intérêt agronomique en Argentine. Enfin, dans une de nos publications [1963], nous donnons les descriptions illustrées de 29 espèces appartenant à différents groupes du genre *Acacia.* D'utiles indications morphologiques apparaissent également dans les flores. Ainsi, la *Flora australiensis* de BENTHAM [1864] renferme de nombreuses données sur la forme générale de la graine et l'aspect du

funicule. Ewart [1930], dans sa *Flora of Victoria,* fournit des indications analogues accompagnées de quelques figures. Dans les Flores récentes certains auteurs font appel à la séminologie pour compléter les diagnoses d'espèces. Ainsi, par exemple, Brenan [1959] indique les dimensions extrêmes, la forme et la couleur des graines d'Acacias d'Afrique Orientale. De façon générale, les diagnoses d'espèces récemment publiées comportent des précisions du même ordre sur la morphologie des semences.

Dans le domaine de la morphologie interne, les connaissances sont très succinctes. Pammel [1899], Pitot [1936] et Corner [1951] font de rapides allusions aux structures des graines d'*A. filicina, tortilis* et *auriculaeformis* en insistant particulièrement sur celle des téguments. Boelcke [1946] a également apporté d'intéressantes précisions macroscopiques sur les téguments des graines. La présence d'albumen, niée par Bentham [1875], est reconnue par Schleiden et Vogel [1838] sur *A. farnesiana* et par Chalon [1875] sur *A. aroma.* Boelcke fait des observations analogues et ajoute à la liste des espèces albuminées les *A. caven* et *atramentaria.* Pour notre part [1968] nous avons en outre observé un albumen chez les *A. cornigera, hockii, kirkii, lahai, seyal, tortilis* subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana.* Rappelons que Martin [1946] note, dans un important travail sur l'anatomie comparée des graines, l'existence d'un albumen dans 13 espèces d'*Acacia* mais sans préciser les noms de celles-ci.

Nous avons déjà insisté dans une précédente publication [1963] sur l'intérêt taxonomique des recherches séminologiques dans le genre *Acacia.* Le systématicien, animé par le souci de reconnaître une plante à sa semence, a d'ailleurs depuis longtemps constaté le profit que l'on peut tirer de l'étude des graines. Dans le cadre des Légumineuses, plusieurs tentatives ont été faites par des auteurs tels que Schleiden et Vogel [1838], Bentham [1864], Chalon [1875], Pammel [1899], Maisel [1909], Ritter [1909], Capitaine [1912], Hickel [1914], Burkart [1929, 1952], Corner [1951], Duane Isely [1955], Buenzia Lazaro [1966] pour intégrer quelques caractères séminaux dans les recherches taxonomiques. Pour sa part, Boelcke [1946] a réalisé une clé des espèces *Caesalpinioideae* et *Mimosoideae* argentines uniquement à partir de ces critères. En ce qui concerne plus particulièrement le genre *Acacia,* Bentham, dans la *Flora australiensis* de 1864, a fait intervenir la morphologie du funicule dans la diagnose des espèces et parfois dans la distinction d'espèces voisines. Il a utilisé également les caractères séminaux pour définir le genre *Acacia.* Dans le même esprit, certains auteurs de Flores plus récentes ont fait partiellement appel à la séminologie dans les clés et diagnoses d'espèces d'Acacias. Citons plus particulièrement la *Flora of Victoria*

d'Ewart [1930] et la *Flora of Tropical East Africa* de Brenan [1959].

Notre but va consister à approfondir l'étude macroscopique de la morphologie des graines d'un certain nombre d'espèces d'*Acacia* représentatives des différents groupes distingués par Bentham, puis à tenter d'exploiter ces documents pour une étude critique de taxonomie. Afin d'intégrer ces résultats dans une révision générale du genre *Acacia*, les espèces observées sont celles qui ont déjà fait l'objet de nos recherches ontogéniques dans les précédentes publications [1969-1970-1971]. Au préalable, nous chercherons à élaborer un premier classement de ces espèces à l'aide des seuls critères séminologiques.

MATÉRIEL UTILISÉ

Pour les renseignements concernant l'origine de ce matériel, nous renvoyons à nos différentes publications sur les plantules d'Acacias [1967, 1969, 1970, 1971].

ESPÈCES ÉTUDIÉES

Nota. — Les subdivisions utilisées correspondent à la classification de Bentham [1875]. Les espèces marquées d'un astérisque, non mentionnées par cet auteur dans sa révision des *Mimoseae*, ont été situées dans cette classification à une place que Bentham aurait vraisemblablement assignée. Aucun groupe de *Gummiferae* ne nous a paru susceptible d'accueillir les *A. dolichocephala* et *coulteri* dont les bractées du pédoncule floral sont fréquemment apicales ou subapicales. Notons que *A. coulteri* a été placé par Bentham parmi les *Vulgares (Americanae Spiciflorae)* alors que sa plantule manifeste une spinescence stipulaire nette. Nous avons mentionné et rectifié cette erreur dans une publication sur les plantules d'Acacias américains et asiatiques [1971], en rangeant cette espèce parmi les *Gummiferae*.

Les espèces indiquées entre parenthèses sont également placées par Bentham dans d'autres subdivisions.

Série des Phyllodineae.

Alatae : *A. diptera.*
Continuae : *A. continua, peuce, triptera.*
Pungentes :
Aphyllae : A. spinescens.
Uninerves : A. tetragonophylla, ulicifolia.
Spicatae : A. oxycedrus, verticillata.

Calamiformes :

Plurinerves : A. elongata, sowdeni.
Uninerves : A. calamifolia, extensa, rossei.

Brunioideae : *A. conferta.*

Uninerves :

Armatae : A. armata, strongylophylla.
Brevifoliae : A. acinacea, glandulicarpa, hispidula, rotundifolia, undulifolia, (conferta).
Angustifoliae : A. dodonaeifolia, stricta, victoriae.
Racemosae : A. brachybotrya, buxifolia, cultriformis, decora, falciformis, graffiana, iteaphylla, ligulata, linifolia, microbotrya, myrtifolia, notabilis, podalyriaefolia, pycnantha, retinodes, rubida, saligna, suaveolens, vestita, wattsiana.

Plurinerves :

Armatae : A. urophylla.
Triangulares : A. amblygona.
Oligoneurae : A. subporosa, (A. elongata).
Microneurae : A. stenophylla, (A. farinosa).
Nervosae : A. confusa, cyclopis, farinosa, heterophylla, implexa, koa, melanoxylon.

Juliflorae :

Rigidulae : A. craspedocarpa.
Tetramerae : A. longifolia.
Stenophyllae : A. brachystachya, coolgardiensis, gracilifolia, grasbyi.
Falcatae : A. acuminata, doratoxylon, kempeana.

Série des Pulchellae.

A. drummondii, pentadenia, pulchella.

Série des Botryocephalae.

A. baileyana, botrycephala, cardiophylla, dealbata, deanei, decurrens, elata, irrorata ,leucoclada subsp. *argentifolia, mearnsii, muellerana, polybotrya, spectabilis.*

Série des Gummiferae.

Summibracteatae : *A. caven, farnesiana, giraffae, pennatula, sieberana* var. *villosa* et var. *woodii.*

Medibracteatae :

Heteracanthae : A. hebeclada, tortilis subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana.*
Moniliformes : A. nilotica subsp. *adstringens,* subsp. *indica* et subsp. *kraussiana, kirkii* subsp. *kirkii.*
Thyrsiflorae : A. gerrardii var. *gerrardii, karroo.*
Normales : A. abyssinica subsp. *calophylla, bidwilli, constricta, dre-*

*panolobium**, *hockii**, *luederitzii* var. *retinens**, *rehmanniana**, *robusta*, *seyal var. fistula* et var. *seyal*, *vernicosa**.

*Paniculatae : A. leucophloea, macrothyrsa**.

Basibracteatae : *A. albida, amentacea, horrida, lahai, sphaerocephala.*

Espèces non incluses dans ce classement : *A. coulteri, dolichocephala.*

Série des VULGARES.

Gerontogeae Spiciflorae :

Triacanthae : A. senegal.

*Diacanthae : A. caffra, catechu, galpinii**, *laeta, lenticularis, modesta, nigrescens, polyacantha,* subsp. *campylacantha* et subsp. *polyacantha.*

Ataxacanthae : A. ataxacantha, donnaiensis *.

Americanae Spiciflorae : *A. bonariensis, greggii.*

Americanae Capitulatae : *A. berlandieri.*

Gerontogeae Capitulatae : *A. brevispica* subsp. *brevispica** et subsp. *dregeana**, *kamerunensis**.

GÉNÉRALITÉS SUR LES CRITÈRES UTILISÉS

Nous utilisons un certain nombre de critères destinés à donner de la graine le « portrait » le plus fidèle possible. Les mesures des dimensions générales ont été le plus souvent effectuées sur des populations de 30 graines issues, dans la mesure du possible, de lots d'origines différentes. Les mesures de l'épaisseur des téguments séminaux et de l'albumen sont approchées car nous n'avons généralement pu étudier qu'un faible nombre de graines en section (inférieur à 30) afin de pouvoir conserver suffisamment de matériel pour des recherches ontogéniques.

MORPHOLOGIE DES GRAINES D'ACACIA

I. GÉNÉRALITÉS.

Il est nécessaire de rappeler les principales caractéristiques morphologiques de la graine d'*Acacia*.

La graine dérive d'un ovule anatrope. Le hile, cicatrice d'insertion du funicule sur la graine, correspond donc au hile apparent (*fig.* 24). Très près du hile, le faisceau libéro-ligneux s'appuie

contre la face interne de l'épiderme séminal[1] et constitue une plage de forme fréquemment elliptique (« plage subhilaire » de Pitot, 1936), que nous appelons « trace raphéale » (*fig.* 24), traduction de la « marca rafeal » de Boelcke [1946]. Chaque face de la graine porte un sillon en fer à cheval ou elliptique délimitant une aire désignée par Hickel [1914] sous le nom d' « écusson » (*fig.* 1 à 23). La graine est rattachée à la gousse par un funicule plus ou moins long et complexe, parfois épaissi et adhérant à la graine, souvent plissé à proximité du hile (*fig.* 1 à 23).

Nous appelons bord raphéal le bord où se situe la trace raphéale. Le bord antiraphéal correspond au bord opposé à celui-ci..

II. DIMENSIONS ET FORME.

A. DIMENSIONS

Les valeurs extrêmes et moyennes de longueur (Lg, Lgm), largeur (lg, lgm) et épaisseur (Eg, Egm) sont reportées dans le tableau des pages (7) à (10). Les valeurs extrêmes sont fournies à titre indicatif. Entre parenthèses sont données des mesures extrêmes plus rarement relevées.

Les mesures ont été faites à la loupe binoculaire grâce à un micromètre oculaire.

La longueur est mesurée en tenant compte de la saillie radiculaire lorsque celle-ci est présente. Les mesures de largeur et épaisseur sont effectuées dans la partie la plus large de la graine.

L'étude des résultats de ces mesures révèle tout d'abord la grande diversité de taille des graines dans le genre *Acacia* (comparer les *fig.* 10 et 19). Voici en effet l'amplitude de variations des valeurs moyennes de longueur, largeur et épaisseur pour l'ensemble des espèces étudiées :

longueurs : 2,5 - 13,1 mm,
largeurs : 1,0 - 14,5 mm,
épaisseurs : 0,8 - 5,2 mm.

Les amplitudes de variation dans chaque série sont les suivantes :

	Lgm_{mm}	lgm_{mm}	Egm_{mm}
Phyllodineae (65 espèces)	2,5-10,1	1,0-7,6	0,8-2,8
Pulchellae (3 espèces)	2,9-3,0	1,6-1,8	1,0-1,2

1. L'épiderme correspond à la couche de cellules en palissade ou cellules de Malpighi de Mattirolo et Buscalioni [1892].

NOM DES ESPECES	Lg (mm)	lg (mm)	Eg (mm)	Lec (mm)	Lgm	lgm	Egm	Lecm	Lgm/lgm	lgm/Egm	Lecm/Lgm	type forme	type funic.	Cl. Lhm/lrm	Cl. Lgm/Etm
BOTRYOCEPHALAE															
A. baileyana	5,1-7,8	2,4-3,8	1,5-2,5	3,6-5,6	6,2	3,0	2,0	4,5	2,1	1,5	0,72	I c	D1	6	3
A. botrycephala	(3,8)4,1-6,2	3,0-4,1	1,4-2,2	2,1-3,3(3,8)	5,1	3,5	1,8	2,7	1,5	1,9	0,53	I a	D1	7	2
A. cardiophylla	4,5-6,6	2,3-3,3	1,3-2,1	(3,2)3,5-4,7	5,6	2,8	1,7	4,1	2,0	1,6	0,73	I b	D1	5	3
A. dealbata	3,5-5,3	2,4-3,3	1,0-1,8	2,2-3,6	4,3	2,8	1,5	3,0	1,5	1,9	0,70	I a	D1	4	2
A. deanei	(4,0)4,7-6,2	2,8-3,5	1,2-2,2	(2,7)3,1-4,5	5,4	3,2	1,7	3,7	1,7	1,9	0,68	I b	D1	5	2
A. decurrens	(3,2)3,8-4,7	2,4-3,3	1,4-2,2	2,5-3,9(4,3)	4,3	2,8	1,8	3,3	1,5	1,6	0,77	I a	D1	4	2
A. elata	5,0-6,5	3,9-5,1	2,0-2,8	(3,1)3,5-4,6	5,8	4,4	2,4	4,0	1,3	1,8	0,68	I a	D1	5	2
A. irrorata	4,1-4,8	2,7-3,2	1,5-2,3	2,7-3,6	4,4	2,9	1,8	3,2	1,5	1,6	0,73	I a	D1	4	2
A. leucoclada ssp. argentifolia	4,3-5,5	2,2-3,1(3,3)	1,2-2,0	2,9-3,6	4,9	2,7	1,6	3,2	1,8	1,7	0,65	I b	D1	5	2
A. mearnsii	3,4-4,7	2,5-3,3	1,3-2,2	(2,4)2,6-3,4(3,7)	4,1	2,8	1,8	2,9	1,5	1,6	0,71	I a	D1	4	2
A. muellerana	5,0-6,4	2,5-3,2	1,5-1,9	3,5-4,5	5,8	2,8	1,7	4,1	2,1	1,6	0,71	I c	D1	6	3
A. polybotrya	(4,9)5,5-7,1	(2,6)2,9-3,8	1,7-2,4	3,8-5,5	6,2	3,2	2,1	4,6	1,9	1,5	0,74	I b	D1	4	3
A. spectabilis	(5,0)5,3-7,3	(2,5)2,7-3,7	(1,4)1,8-2,3	(3,8)4,1-5,8	6,3	3,2	2,0	4,8	2,0	1,6	0,76	I c	D1	4	4
VULGARES															
A. ataxacantha	(7,7)8,0-9,1	(7,0)7,4-8,8(9,1)	1,5-2,2	(1,4)1,6-2,5	8,5	8,1	1,8	2,0	1,0	4,5	0,24	IV	Bla	4	4
A. berlandieri	(9,3)9,8-12,5	7,2-11,9	3,6-7,0	3,2-5,8	11,0	9,6	5,1	4,3	1,1	1,9	0,39	I	Alb	1	2
A. bonariensis	(5,3)6,0-8,9	3,1-5,0	(1,5)2,0-2,6(3,1)	(2,5)3,5-5,0(5,6)	7,3	4,1	2,3	4,1	1,8	1,8	0,56	I b	Ala	4	3
A. brevispica ssp. brevispica	(7,9)8,2-9,0	(5,0)5,9-6,6	2,0-2,5	4,4-5,0	8,6	6,1	2,3	4,7	1,4	2,6	0,55	II a	Bla	4	4
A. brevispica ssp. dregeana	6,1-11,6	5,1-9,7(10,2)	1,6-3,7	(3,7)4,2-8,2(8,5)	8,8	7,5	2,6	5,9	1,2	2,9	0,67	II	Bla	4	4
A. caffra	6,4-9,2	5,2-8,7	(1,0)1,3-2,0	(1,1)1,4-2,5(2,7)	7,8	6,4	1,6	1,9	1,2	4,0	0,24	III	C1	3	4
A. catechu	5,5-8,0	4,5-7,3	1,0-1,7	1,1-2,7(3,1)	6,8	5,8	1,3	2,0	1,2	4,5	0,29	IV	C1	4	3
A. donnaiensis	7,7-10,0	4,4-5,2	2,2-3,0	(3,3)3,9-5,6	8,9	4,9	2,7	4,6	1,8	1,8	0,52	Ib	Ala	1	2
A. galpinii	8,8-13,3(14,2)	6,8-11,8(12,8)	1,9-3,5	(3,0)3,3-6,4(6,8)	10,8	9,4	2,6	5,0	1,1	3,6	0,46	III	C2	4	2
A. greggii	6,9-12,7	(5,3)6,1-10,8	2,8-5,0	2,9-5,6	10,4	9,0	4,0	4,1	1,2	2,2	0,39	II	Alc	1	4
A. kamerunensis	7,3-9,1	5,0-5,8	1,6-2,2	2,3-3,3	8,2	5,4	1,9	2,9	1,5	2,8	0,35	II a	Bla	4	4
A. laeta	7,7-10,2(10,9)	(5,2)5,8-8,2(8,8)	1,5-2,2	1,5-2,1	8,9	7,1	1,7	1,8	1,2	4,2	0,20	IV	C2	7	3
A. lenticularis	12,0-14,1(15,0)	(11,7)12,9-16,4	2,0-2,7(3,0)	2,9-6,0(6,5)	13,1	14,5	2,4	4,6	0,9	6,0	0,35	V	C2	6	3
A. modesta	6,0-7,2	(5,3)5,8-6,8	1,3-1,8	1,2-1,8	6,7	6,2	1,6	1,5	1,1	3,9	0,22	III	C2	7	3
A. nigrescens	9,7-13,7	8,1-12,6	1,8-3,1	(3,7)4,2-7,7(8,2)	11,4	10,9	2,4	6,2	1,0	4,5	0,54	IV	C2	7	3
A. polyacantha ssp. campylacantha	(4,2)6,0-8,9	(4,4)5,0-8,2	1,9-2,4	1,2-2,6	7,4	6,9	2,1	2,1	1,1	3,3	0,28	III	C2	3	2
A. polyacantha ssp. polyacantha	(7,5)8,0-10,0	6,3-9,2	2,0-3,1	2,5-4,7	9,1	7,9	2,5	3,5	1,2	3,2	0,38	III	C1,C2	5	2
A. senegal	6,8-9,0	7,1-9,2	1,5-2,0	(1,0)1,2-2,2(2,5)	8,0	8,1	1,7	1,7	1,0	4,8	0,21	IV	C1,C2	6	3

NOM DES ESPECES	Lg (mm)	lg (mm)	Eg (mm)	Lec (mm)	Lgm	lgm	Egm	Lecm	$\frac{Lgm}{lgm}$	$\frac{lgm}{Egm}$	$\frac{Lecm}{Lgm}$	type forme	type funic.	Cl. $\frac{lhm}{lrm}$	Cl. $\frac{Lgm}{Etm}$
PHYLLODINEAE															
A. acinacea	3,0-4,1	1,7-2,2	1,1-1,6	0,7-1,8	3,5	1,9	1,4	1,2	1,8	1,4	0,34	I b	D1	5	?
A. acuminata	3,2-5,2	2,3-3,5	1,4-2,3	0,4-1,5	4,2	2,9	1,8	0,8	1,4	1,6	0,19	I a	D8b	2	?
A. amblygona	3,8-4,7	2,6-3,4	1,5-2,0	0,5-1,1	4,3	3,0	1,8	0,9	1,4	1,7	0,21	I a	D1	3	2
A. armata	3,0-4,4(4,8)	2,0-2,7	1,1-1,7	2,4-3,4	3,8	2,3	1,5	2,8	1,6	1,5	0,74	I a	D8b	5	2
A. brachybotrya	5,1-5,9	3,4-3,9	1,9-2,3	2,6-3,4	5,6	3,6	2,1	3,0	1,6	1,7	0,53	I a	D1	7	1
A. brachystachya	4,0-6,7	3,2-4,6	1,5-2,3(?,6)	0,6-0,9	5,5	4,0	1,9	0,7	1,4	2,1	0,13	II a	C3	5	1
A. buxifolia	4,4-5,3	2,5-3,5	1,4-1,9	2,2-3,2	4,9	3,0	1,6	2,9	1,6	1,9	0,59	I a	D1	4	?
A. calamifolia	5,8-7,2(8,2)	3,2-4,3	1,7-2,7	(2,5)3,0-4,5	6,6	3,7	2,1	3,7	1,8	1,8	0,56	I b	D2	4	1
A. conferta	3,6-6,1	2,6-3,8	1,2-2,1	1,7-3,0	4,8	3,2	1,7	2,4	1,5	1,9	0,50	I a	D1	3	2
A. confusa	5,0-6,5	3,6-4,9	1,7-2,6	3,2-5,0	5,7	4,3	2,0	4,1	1,3	2,1	0,72	II a	B3	4	?
A. continua	2,6-3,8	2,0-3,0	1,6-2,4(2,7)	(0,2)0,3-0,7(1,0)	3,1	2,5	2,1	0,5	1,2	1,2	0,16	I	D1	3	1
A. coolgardiensis	2,0-3,1	0,8-1,3	0,7-1,0	0,1 0,4	2,5	1,0	0,3	0,3	2,5	1,2	0,12	I d	D8b	2	3
A. craspedocarpa	7,2-10,2	5,5-9,4	1,6-3,2	0,5-2,0	8,3	7,5	2,9	1,2	1,1	3,4	0,14	III	C3	2	3
A. cultriformis	4,0-6,0	2,0-2,6	0,9-1,7	2,3-3,6	4,7	2,3	1,2	2,9	2,0	1,9	0,62	I b	D1	5	3
A. cyclopis	5,0-7,1	3,1-4,0(4,5)	1,8-2,8	2,8-4,7	6,0	3,7	2,3	3,9	1,6	1,6	0,65	I a	D6	6	1
A. decora	3,6-4,8(5,4)	2,5-3,3	1,1-1,7	1,4-3,0	4,4	2,8	1,4	2,2	1,6	2,0	0,30	I a	D1	4	?
A. diptera	2,8-3,5	2,5-3,0	(1,4)1,6-2,4	2,0-2,5	3,1	2,7	2,0	2,3	1,1	1,3	0,74	I	D7	6	2
A. dodonaeifolia	4,4-5,9	2,4-3,4	',0-1,9	2,9-4,3	5,3	3,0	1,4	3,7	1,8	2,1	0,70	II b	D8b	5	3
A. doratoxylon	3,4-4,9	1,7-2,3	1,1-1,5	(1,8)2,1-3,5	4,2	2,0	1,2	2,7	2,1	1,7	0,64	I c	D8b(c)	3	4
A. elongata	3,5-5,1	2,0-2,7	1,2-2,0	2,8-4,0	4,4	2,3	1,6	3,5	1,9	1,4	0,80	I b	D8b	2	3
A. extensa	3,3-4,6	2,0-2,7	1,0-1,5	1,8-3,0	4,0	2,3	1,3	2,6	1,7	1,8	0,65	I b	D8a	4	2
A. falciformis	5,1-7,4	3,6-4,6	1,5-2,2	(2,6)3,0-4,7	6,4	4,1	1,9	3,7	1,6	2,2	0,58	II a	D1	6	2
A. farinosa	3,5-4,2(4,6)	2,3-2,8	1,3-1,7	2,0-2,6(3,4)	3,9	2,6	1,5	2,3	1,5	1,7	0,60	I a	D8b(c)	3	2
A. glandulicarpa	3,4-4,4	2,0-2,6	1,2-1,6	1,3-2,2	3,8	2,3	1,4	1,8	1,6	1,6	0,47	I a	D8b	3	2
A. gracilifolia	3,1-4,0	1,6-1,9	1,1-1,7	(1,7)2,0-2,9	3,5	1,8	1,3	2,3	1,9	1,4	0,66	I b	D8b	3	?
A. grattiana	4,5-7,0(8,3)	(3,1)3,6-4,8(5,4)	1,8-2,7	0,5-1,5	6,0	4,1	2,3	1,0	1,5	1,8	0,17	I a	A1b,B1b	2	1
A. grasbyi	5,1-7,2	3,6-5,4	1,5-2,6	(0,6)1,0-2,0	6,0	4,6	2,0	1,4	1,3	2,3	0,23	II a	C3	2	1
A. heterophylla	4,8-6,9	(3,0)3,3-3,9	1,2-1,8	3,6-5,5	5,8	3,5	1,5	4,6	1,7	2,3	0,80	II b	B1(a)b	3	?
A. hispidula	5,8-7,1	3,5-4,4(4,9)	2,4-3,0	4,2-5,5	6,6	4,0	2,8	4,8	1,6	1,4	0,73	I a	D4	8	2
A. implexa	4,4-6,8	(2,6)2,9-3,6	1,6-2,6	3,5-5,4	5,5	3,3	2,1	4,3	1,7	1,6	0,78	I b	D8bcd	4	2
A. iteaphylla	(5,0)5,5-7,2	(2,9)3,2-3,9	(1,4)1,6-2,3	2,5-3,7	6,3	3,5	1,9	3,1	1,8	1,8	0,49	I b	D1	5	2
A. kempeana	4,0-5,4	2,5-3,7	1,1-1,6	0,4-0,6	4,7	3,1	1,4	0,5	1,5	2,2	0,11	II a	D8bcd	3	2
A. koa	8,3-12,0	4,3-7,7	1,5-3,1	7,3-9,8(10,3)	10,1	5,9	2,1	8,4	1,7	2,8	0,83	II b	A1b	3	?
A. ligulata	4,0-5,5	2,8-3,8	1,5-2,5	2,5-3,5	4,6	3,3	1,9	2,9	1,4	1,7	0,63	I a	D8b	3	2

NOM DES ESPECES (Suite Phyllodineae)	Lg(mm)	lg(mm)	Eg(mm)	Lec(mm)	Lgm	lgm	Egm	Lecm	Lgm/lgm	lgm/Egm	Lecm/Lgm	type forme	type funic.	Cl. Lhm/lrm	Cl. Lgm/Etm
A. linifolia	4,8-6,8(7,4)	3,1-4,4	1,9-2,8	3,1-5,3	5,8	3,6	2,3	4,2	1,6	1,6	0,72	I a	D1	6	2
A. longifolia	4,1-5,7	2,2-3,0	1,5-2,4	2,9-4,4(5,0)	4,6	2,7	2,0	3,6	1,7	1,3	0,78	I b	D8b	5	2
A. melanoxylon	3,0-6,1	2,1-3,6	1,1-1,8(2,1)	2,2-4,5	4,4	2,9	1,6	3,4	1,5	1,8	0,77	I a	D6	6	1
A. microbotrya	(4,9)5,3-7,0	3,1-4,5	1,6-2,6	2,0-4,2	6,3	3,6	2,0	3,4	1,7	1,8	0,54	I b	D1	6	2
A. myrtifolia	3,4-4,8	1,8-3,0	1,2-1,9	2,5-3,5	4,0	2,4	1,6	3,0	1,7	1,5	0,75	I b	D1	5	1
A. notabilis	3,8-5,2	2,8-3,7	1,2-2,0	1,5-2,2	4,6	3,2	1,7	1,9	1,4	1,9	0,41	I a	D2,D3	4	2
A. oxycedrus	4,5-5,7(6,2)	2,3-3,3	2,0-3,1	3,7-4,9(5,3)	5,1	2,9	2,5	4,2	1,8	1,2	0,82	I b	D8bc	4	2
A. peuce	7,4-11,8	5,8-9,2	1,3-2,2	0,4-1,5	10,1	7,6	1,8	0,9	1,3	4,2	0,09	IV a	A1b	2	4
A. podalyriaefolia	(4,8)5,2-7,1(7,5)	(2,9)3,1-4,3	1,5-2,5	(2,5)3,0-4,7	6,0	3,7	2,1	4,0	1,6	1,8	0,66	I a	D1	7	2
A. pycnantha	4,5-6,1	2,3-3,2	1,4-1,9	(2,1)2,6-4,1	5,4	2,9	1,6	3,4	1,9	1,8	0,63	I b	D1	6	3
A. retinodes	(3,1)3,5-5,5	2,0-2,9	0,9-1,5	(1,2)2,0-3,5	4,4	2,5	1,3	2,7	1,8	1,9	0,61	I b	D3	6	2
A. rossei	4,0-5,3	3,6-4,5	1,9-2,7	2,0-3,2	4,6	4,0	2,2	2,5	1,1	1,8	0,54	I	D8b(c)	2	3
A. rotundifolia	3,4-4,5	2,3-2,9(3,2)	1,3-1,8(2,0)	0,8-2,0	3,9	2,6	1,5	1,3	1,5	1,7	0,33	I a	D1	4	2
A. rubida	4,3-5,4	2,0-3,3	1,3-2,0	2,9-4,2	4,8	2,5	1,6	3,6	1,9	1,6	0,75	I b	D3	6	3
A. saligna	4,2-6,1	2,0-3,6	1,0-1,8	2,1-3,7	5,1	2,7	1,4	3,1	1,9	1,9	0,61	I b	D1	4	2
A. sowdeni	3,7-6,4	2,6-4,2	1,0-1,6	0,8-1,7	4,7	3,3	1,3	1,2	1,4	2,5	0,25	II a	D8ab	2	3
A. spinescens	2,4-3,1	1,7-2,5	1,4-2,2	0,5-1,1	2,7	2,2	1,8	0,7	1,2	1,2	0,26	I	D1	3	1
A. stenophylla	6,5-8,6	4,1-6,0	1,6-2,8	3,6-6,0	7,3	4,9	2,3	4,8	1,5	2,1	0,66	II a	B1b,C3	2	1
A. stricta	2,1-3,9	(0,9)1,3-1,9	0,7-1,4	1,5-2,8	3,1	1,6	1,1	2,3	1,9	1,5	0,74	I b	D8b	6	2
A. strongylophylla	3,9-5,1	3,2-3,9	2,1-3,0	0,4-0,7	4,4	3,5	2,4	0,5	1,3	1,5	0,11	I a	D8b(c)	2	1
A. suaveolens	(4,9)5,7-7,3	2,6-3,8	2,0-2,7	3,1-4,5	6,3	3,1	2,3	3,8	2,0	1,3	0,60	I b	D8bcd	3	2
A. subporosa	3,1-4,1	1,8-2,2	1,3-1,5	2,3-3,4	3,7	2,0	1,4	2,8	1,8	1,4	0,76	I b	D8b(c)	4	2
A. tetragonophylla	3,1-4,6	2,1-3,2(4,1)	1,3-2,0	0,3-0,9(1,1)	3,9	2,8	1,5	0,6	1,4	1,9	0,15	I a	D5	3	2
A. triptera	2,7-4,0(4,5)	1,6-2,2	1,1-1,5	0,5-1,4	3,4	1,9	1,3	1,0	1,8	1,5	0,29	I b	D8b(c)	2	2
A. ulicifolia	3,0-4,2	2,1-3,1(3,6)	1,5-2,4	2,0-2,5(2,7)	3,4	2,6	1,9	2,2	1,3	1,4	0,65	I a	A1b	2	1
A. undulifolia	5,2-7,0	3,6-5,5	1,6-2,4	2,9-4,6	6,3	4,5	2,0	3,6	1,4	2,2	0,57	II a	D1	5	2
A. urophylla	2,5-3,6	1,2-1,9	0,9-1,4	1,7-3,0	3,1	1,6	1,2	2,4	1,9	1,3	0,77	I b	D8(ab)c	5	1
A. verticillata	3,6-4,9	1,4-2,6	0,8-1,7	2,6-3,8	4,1	2,0	1,3	3,3	2,0	1,5	0,80	I b	D8b	5	2
A. vestita	4,8-6,9(7,5)	2,8-4,3	1,3-2,2	(2,4)2,8-4,0	6,0	3,7	1,9	3,3	1,6	1,9	0,55	I a	D1	5	2
A. victoriae	3,8-5,6	3,0-4,5	1,8-3,7	0,5-1,3(1,8)	4,4	3,6	2,7	0,8	1,2	1,3	0,18	I	D8abcd	3	1
A. wattsiana	3,7-5,3	2,5-3,6	1,1-1,6	1,7-3,0	4,7	3,3	1,4	2,4	1,4	2,4	0,51	II a	D3	6	2
PULCHELLAE															
A. drummondii	2,3-3,5	1,3-1,9	0,8-1,2	1,7-2,5	2,9	1,6	1,0	2,1	1,8	1,6	0,72	I b	D1,D8a(b)	4	3
A. pentadenia	2,5-3,4	1,5-2,1	0,9-1,5	1,3-2,4(2,6)	2,9	1,8	1,2	2,1	1,6	1,5	0,72	I a	D1,D8a(b)	5	3
A. pulchella	2,0-4,0	1,3-2,3	0,9-1,7	1,5-3,2	3,0	1,8	1,2	2,2	1,7	1,5	0,73	I b	D1	3	3

NOM DES ESPECES	Lg (mm)	lg (mm)	Eg (mm)	Lec (mm)	Lgm	lgm	Egm	Lecm	Lgm/lgm	lgm/Egm	Lecm/Lgm	type forme	type funic.	Cl. Lgm/lrm	Cl. Lgm/Etm
GUMMIFERAE															
A. abyssinica ssp. calophylla	6,1-8,2(9,0)	4,6-5,9(6,2)	(3,2)3,5-4,5	5,0-6,2	6,9	5,2	3,9	5,6	1,3	1,3	0,81	I a	Bla	2	1
A. albida	5,7-11,4	3,7-7,4	1,9-3,7	4,2-9,6	7,2	5,1	2,8	6,2	1,4	1,8	0,86	I a	Alc	2	3
A. amentacea	(5,6)5,8-7,7	(2,6)2,8-3,4	(1,3)1,6-1,9(2,0)	3,2-4,8	7,0	3,2	1,7	4,0	2,2	1,9	0,57	I c	Ala	2	3
A. bidwilli	7,5-10,9	5,8-8,2	2,3-3,4	4,8-7,5	8,7	6,8	2,8	6,1	1,3	2,4	0,70	II a	Bla	4	1
A. caven	5,4-10,0	(3,7)4,0-7,5	2,2-5,2	4,2-7,2	7,9	5,7	3,6	5,7	1,4	1,6	0,72	I a	Ala	1	1
A. constricta	4,3-5,3(6,0)	(2,5)2,7-3,5	1,3-1,8	0,5-0,8	4,9	3,2	1,5	0,8	1,5	2,1	0,16	II a	Ala	2	3
A. coulteri	5,9-8,0	5,0-6,4	1,8-2,7	(3,0)3,7-5,2	7,2	5,6	2,3	4,5	1,3	2,4	0,62	II a	Ala	4	3
A. dolichocephala	(4,9)5,4-7,0	4,0-5,2	(1,7)2,0-2,7	(2,2)2,5-3,4	6,1	4,6	2,4	2,9	1,3	1,9	0,47	I a	Bla,B2	2	1
A. drepanolobium	(6,2)6,7-8,7	3,6-4,9	1,4-2,7	4,0-6,4	7,5	4,3	1,9	4,8	1,7	2,3	0,64	II b	A2	4	3
A. farnesiana	(5,1)5,6-8,1	(3,4)4,3-5,9	2,7-4,4(5,3)	4,8-7,9	7,0	5,1	3,7	6,5	1,4	1,4	0,87	I a	Ala,c	1	1
A. gerrardii var. gerrardii	8,6-12,6	4,9-7,0	(1,6)1,9-3,0	5,3-8,5	10,6	5,8	2,3	6,7	1,8	2,5	0,63	II b	A2	3	3
A. giraffae	5,5-10,9	4,1-7,7	1,8-4,8	2,2-5,8(6,5)	8,2	6,2	3,4	4,1	1,3	1,8	0,50	I a	Ala	2	1
A. hebeclada	(5,8)6,5-8,1(8,5)	(4,5)5,0-7,1(7,6)	2,8-4,5	4,3-5,9	7,3	6,0	3,5	4,9	1,2	1,7	0,67	I	Bla,B2	2	1
A. hockii	6,2-8,0	2,9-4,5	(1,4)1,5-1,9(2,4)	(3,7)4,0-5,2	7,2	3,7	1,7	4,6	1,9	2,2	0,63	II b	A2	2	2
A. horrida	4,7-6,9	3,9-5,6	(1,5)1,8-2,2	(0,8)1,0-1,8	5,7	4,7	2,0	1,3	1,2	2,3	0,23	II	Bla	2	2
A. karroo	(5,1)5,5-8,9	3,9-6,5	1,6-2,5(2,7)	(3,4)3,8-7,0	6,9	5,1	2,1	5,1	1,4	2,4	0,74	II a	A2	3	2
A. kirkii ssp. kirkii	5,8-7,2	4,1-5,2	1,4-2,0	4,5-5,8	6,6	4,5	1,7	5,1	1,5	2,6	0,77	II a	A2	1	1
A. lahai	4,1-5,6(6,2)	3,1-4,5(4,8)	1,0-1,6(1,8)	(1,1)1,3-2,0	5,1	4,0	1,3	1,6	1,3	3,1	0,31	III a	Bla	4	2
A. leucophloea	4,6-5,5	(3,3)3,5-4,7	(1,6)1,8-2,4	(2,8)3,0-3,5	5,1	4,1	2,1	3,2	1,2	2,0	0,63	I	Ala,c	1	2
A. luederitzii var. retinens	6,2-8,3	(6,1)6,5-7,9	1,5-2,0(2,3)	2,9-3,8	7,1	7,1	1,8	3,4	1,0	3,9	0,48	III	Cl	3	2
A. macrothyrsa	(7,0)7,9-9,2	7,3-8,4(8,9)	1,7-2,2	(3,8)4,2-5,0	8,5	7,9	1,9	4,5	1,1	4,2	0,53	IV	Bla,B2	4	2
A. nilotica ssp. adstringens	6,9-8,1	5,8-7,1	4,0-4,9	5,2-6,1	7,4	6,5	4,5	5,7	1,1	1,4	0,77	I	Ala,A2	2	1
A. nilotica ssp. indica	5,3-7,5	5,5-6,8(7,2)	3,1-4,4	3,7-5,7	6,4	6,3	3,7	4,7	1,0	1,7	0,73	I	Ala,A2	2	1
A. nilotica ssp. kraussiana	6,2-9,1	5,3-8,0	3,4-5,3	4,4-7,2	7,7	6,6	4,4	5,8	1,2	1,5	0,75	I	Ala,A2	1	1
A. pennatula	6,1-8,8	3,7-6,2	(2,0)2,4-4,2	3,8-6,0	7,4	5,0	3,4	4,7	1,5	1,5	0,64	I a	Ala	1	1
A. rehmanniana	6,4-8,2	5,5-7,3	2,3-3,6	3,5-5,0	7,4	6,4	3,0	4,3	1,2	2,1	0,58	II	Bla	2	1
A. robusta	8,2-11,0	7,3-8,9	2,2-4,1	5,3-9,4	9,6	7,8	3,1	6,9	1,2	2,5	0,72	II	A2,B2	3	2
A. seyal var. seyal et var. fistula	4,8-6,4	3,0-4,0	(1,3)1,6-2,2	3,2-4,4	5,6	3,6	1,9	3,9	1,5	1,9	0,70	I a	A2	2	2
A. sieberana var. villosa	(6,2)7,3-9,7(11,4)	(5,2)6,0-7,6	3,7-5,2	5,0-9,2	8,5	6,9	4,6	7,0	1,2	1,5	0,82	I	Bla,B2	2	1
A. sieberana var. woodii	8,6-13,8	5,6-9,0(9,7)	(3,9)4,4-6,0(6,4)	7,2-11,7	11,0	7,4	5,2	9,5	1,5	1,4	0,86	I a	Bla	1	1
A. sphaerocephala	6,1-7,0	4,2-4,8	2,5-3,2	5,5-6,5	6,7	4,5	2,7	6,1	1,5	1,7	0,91	I a	Ala	1	2
A. tortilis ssp. heteracantha	4,4-5,5	3,9-4,6	2,1-3,0	3,0-4,0	4,9	4,3	2,6	3,6	1,1	1,6	0,73	I	Ala,A2	2	1
A. tortilis ssp. raddiana	(4,6)5,5-8,2	(3,4)4,2-5,4	2,1-2,8	4,1-5,7	6,7	4,8	2,5	4,7	1,4	1,9	0,70	I a	Ala,A2	2	1
A. vernicosa	5,0-6,2	1,7-2,2	1,0-1,5(1,7)	0,2-0,6(0,8)	5,5	2,0	1,3	0,4	2,7	1,5	0,07	I d	Ala	3	3

Botryocephalae (13 espèces)	4,1-6,3	2,7-4,4	1,5-2,4
Gummiferae (30 espèces)	4,9-11,0	2,0-7,9	1,3-5,2
Vulgares (16 espèces)	6,7-13,1	4,1-14,5	1,3-5,1

Si l'on associe dans un même diagramme (diagramme 1) les valeurs moyennes de longueur (Lgm) et largeur (lgm), pour les différentes espèces étudiées, et si l'on délimite les aires couvertes par chacune des séries, on peut faire un certain nombre de constatations intéressantes.

— La série des *Pulchellae* se distingue nettement des séries *Botryocephalae, Vulgares* et *Gummiferae.*

— Les séries *Botryocephalae* et *Phyllodineae* sont totalement, ou presque totalement, distinctes de la série des *Vulgares.*

— Les séries des *Phyllodineae, Gummiferae* et *Vulgares* ont une large extension.

Les *Phyllodineae* recouvrent globalement la totalité des aires des *Pulchellae* et *Botryocephalae* ainsi qu'une partie de l'aire des *Gummiferae.*

Les *Gummiferae* interfèrent largement avec les *Vulgares* et *Botryocephalae* et, pour une part, avec les *Phyllodineae.*

Analysons avec plus de détail l'étendue des variations de longueur et largeur moyennes chez les *Phyllodineae, Gummiferae* et *Vulgares.*

Les graines de *Phyllodineae* ont des tailles très diverses. Ainsi des espèces telles que *coolgardiensis, stricta, urophylla, spinescens, diptera, continua, triptera* (Lgm = 2,5-3,4 mm; lgm = 1,0-2,7 mm) sont, par leurs dimensions, très proches des Acacias *Pulchellae* (voir plus haut). D'autres, comme les *A. koa, craspedocarpa* et *peuce* (Lgm = 8,3-10,1 mm; lgm = 5,9-7,6 mm) se dissocient nettement de l'ensemble des espèces *Phyllodineae* (Lgm = 2,5-7,3 mm; lgm = 1,0-4,9 mm) pour se rapprocher des plus grandes graines des séries *Gummiferae* et *Vulgares.*

— Dans la sous-série des *Continuae* l'écart est grand entre les *A. continua, triptera* (Lgm = 3,1-3,4 mm; lgm = 1,9-2,5 mm) et *A. peuce* (Lgm = 10,1 mm; lgm = 7,6 mm).

— Dans les sous-séries *Pungentes* et *Calamiformes,* l'amplitude des variations de longueur et largeur est assez grande compte tenu du faible nombre d'espèces représentées dans ces groupes (Lgm = 2,7-5,1 mm; lgm = 2,0-2,9 mm — Lgm = 4,0-6,6 mm; lgm = 2,3-4,0 mm).

— Dans la sous-série des *Uninerves* les écarts sont relativement limités. Les 20 espèces du sous-groupe des *Racemosae* (Lgm = 4,0-6,4 mm; lgm = 2,3-4,1 mm) ont des dimensions très proches de celles de la série des *Botryocephalae* (voir plus haut).

— Dans les sous-séries *Plurinerves* et *Juliflorae*, les dimensions sont très variables selon les espèces, d'où un éparpillement de celles-ci dans l'ensemble de l'aire couverte par les *Phyllodineae* dans le diagramme 1. L'écart est ainsi très grand entre les *A. urophylla* et *koa*, espèces *Plurinerves* (Lgm = 3,1-10,1 mm; lgm = 1,6-5,9 mm) ou entre les *A. coolgardiensis* et *craspedocarpa*, espèces *Juliflorae* (Lgm = 2,5-8,3 mm; lgm = 1,0-7,5 mm).

Les graines des Acacias *Gummiferae* sont de dimensions générales diverses. Ainsi, l'écart est grand entre les *A. vernicosa, constricta* (Lgm = 4,9-5,5 mm; lgm = 2,0-3,2 mm) et *A. sieberana* var. *woodii* (Lgm = 11,0 mm; lgm = 7,4 mm).

— Les espèces de la sous-série *Medibracteatae* se dispersent dans l'ensemble de l'aire des *Gummiferae* représentée dans le diagramme 1.

— Les longueurs et largeurs moyennes chez les *Basibracteatae* (Lgm = 5,1-7,2 mm; lgm = 3,2-5,1 mm), sont très globalement inférieures à celles des *Summibracteatae* (Lgm = 7,0-11,0 mm; lgm = 5,0-7,4 mm).

C'est parmi les Acacias *Vulgares* que l'on observe les graines de plus grandes dimensions. Ainsi, celles d'*A. lenticularis* ont pour longueur et largeur moyennes 13,1 mm et 14,5 mm. Dans ce groupe, *A. bonariensis* a les graines les plus étroites (lgm = 4,1 mm) et *A. modesta* les graines les plus courtes (Lgm = 6,7 mm).

Les espèces des sous-séries *Capitulo ae* et *Spicigerae* se mêlent dans l'ensemble de l'aire des *Vulgares*.

B. FORME (*fig.* 1 à 23)

Les Acacias ont des graines qui, le plus souvent, s'inscrivent globalement dans une ellipse plus ou moins large. On rencontre toutefois des graines d'aspect ovale ou obovale, surtout parmi les *Vulgares* et *Gummiferae*. Certaines graines peuvent être parfois subpentagonales ou sublosangiques. En ce qui concerne la forme de la section, celle-ci est fréquemment elliptique ou parfois oblongue (surtout chez les *Vulgares*).

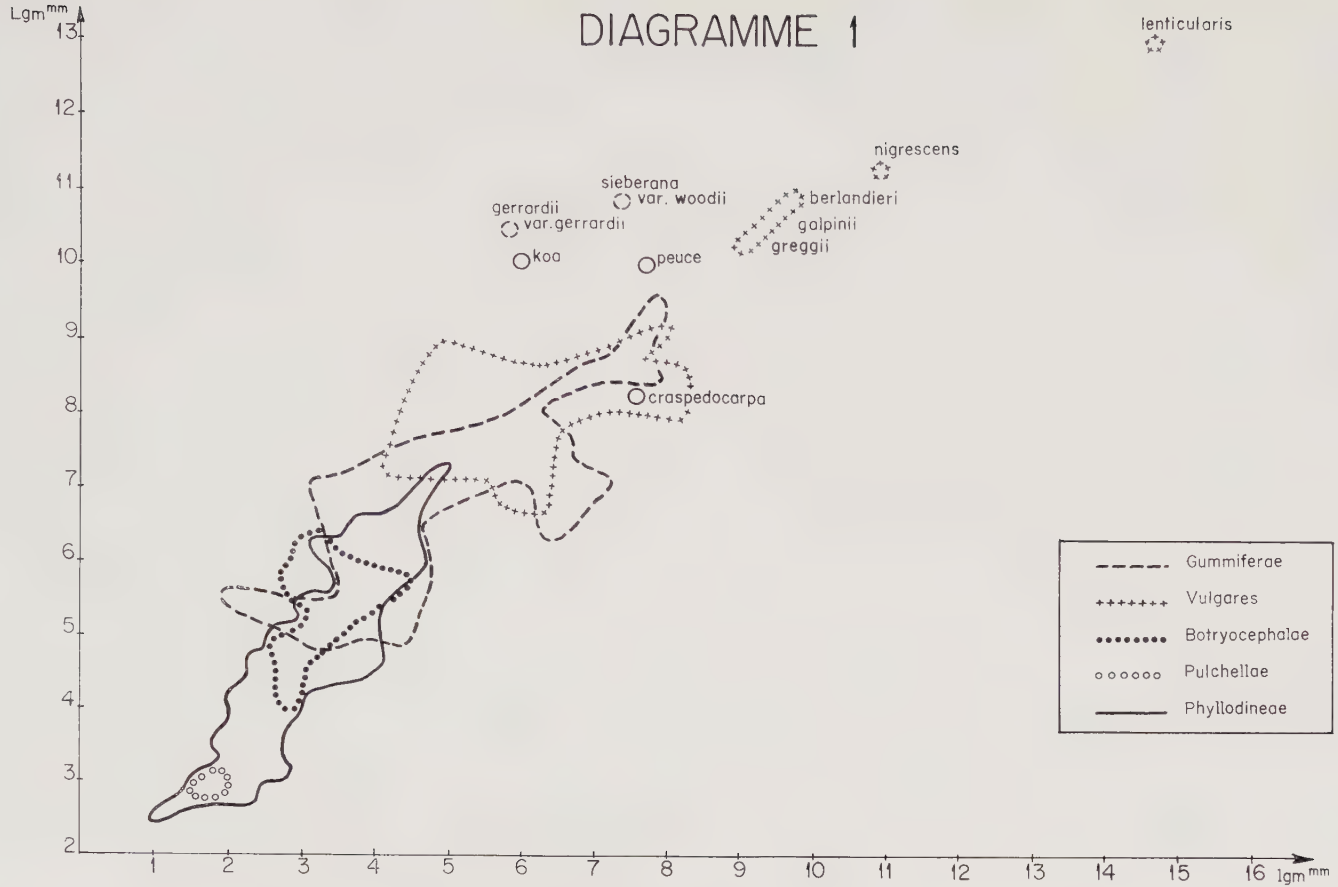


DIAGRAMME 1
Lgm mm
lgm mm
lenticularis
nigrescens
sieberana
var. woodii
berlandieri
gerrardii
var.gerrardii
galpinii
greggii
koa
peuce
craspedocarpa
Gummiferae
Vulgares
Botryocephalae
Pulchellae
Phyllodineae

Nous traiterons d'abord des proportions générales et de l'épaisseur relative des graines. Nous préciserons ensuite quelques particularités morphologiques.

1. Proportions générales et épaisseur relative.

Afin de rendre compte des proportions générales et de l'épaisseur relative de la graine les rapports suivants ont été calculés :

longueur moyenne/largeur moyenne (Lgm/lgm),
largeur moyenne/épaisseur moyenne (lgm/Egm).

Les valeurs de ces rapports sont données dans le tableau des pages (7) à (10). Dans le diagramme 2 ont été combinées les différentes valeurs de ces rapports. De bas en haut, les graines sont de plus en plus étroites; de gauche à droite, elles sont de plus en plus plates. Afin d'éviter de se référer, dans le commentaire, à des valeurs de rapports qui rendraient la lecture fastidieuse, celles-ci ont été groupées en classes. La combinaison des classes obtenues pour chacun des rapports Lgm/lgm et lgm/Egm permet de définir des types moyens de formes globales, selon le principe du tableau ci-dessous :

Lgm/lgm						
2,50-2,85	Id	IId	IIId	IVd	Vd	
2,10-2,45	Ic	IIc	IIIc	IVc	Vc	
1,70-2,05	Ib	IIb	IIIb	IVb	Vb	
1,30-1,65	Ia	IIa	IIIa	IVa	Va	
0,90-1,25	I	II	III	IV	V	
	1,00-2,00	2,05-3,05	3,10-4,10	4,15-5,15	5,20-6,20	lgm/Egm

L'étude des aires couvertes par les espèces des différents groupes permet au préalable quelques remarques.

La série des *Vulgares* est en partie indépendante des autres séries. Toutefois quelques espèces sont plus ou moins nettement associées aux aires des autres séries.

Les *Botryocephalae* et *Pulchellae* sont incluses dans l'aire des *Phyllodineae*.

Les *Gummiferae* couvrent une partie de l'aire des *Phyllodineae*.

Une analyse plus détaillée de ce diagramme permet de caractériser les séries d'après les types de formes définis plus haut : voir le tableau des pages (7) à (10).

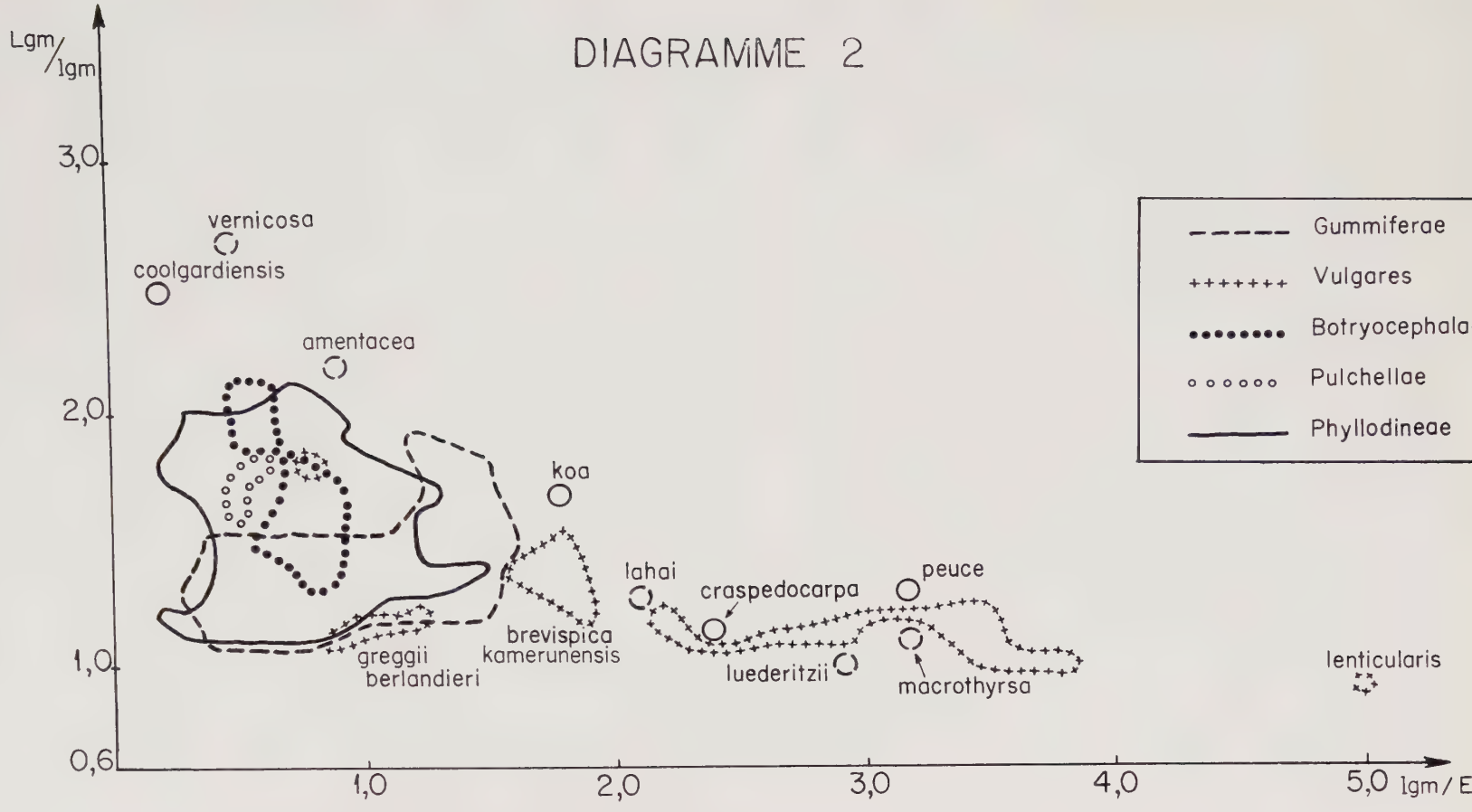


DIAGRAMME 2
Lgm/lgm
3,0
2,0
1,0
0,6
vernicosa
coolgardiensis
amentacea
koa
greggii
berlandieri
brevispica
kamerunensis
lahai
craspedocarpa
peuce
luederitzii
macrothyrsa
lenticularis
1,0
2,0
3,0
4,0
5,0
lgm/E
Gummiferae
Vulgares
Botryocephala
Pulchellae
Phyllodineae

Les *Phyllodineae* ont des graines correspondant en majorité aux types I, Ia, Ib, IIa.

— Dans la sous-série des *Continuae* les *A. continua* (type I), *triptera* (type Ib) et *peuce* (*fig.* 2 et 33) (type IVa) ont des types de formes variés.

— Les graines des espèces *Calamiformes, Continuae, Pungentes* et *Brunioideae* sont essentiellement de types I, Ia, Ib (à l'exception d'*A. sowdeni* de type IIa).

— Les Acacias des sous-séries *Uninerves* et *Plurinerves* ont des graines appartenant essentiellement aux types Ia, Ib, IIa, exception faite des *A. victoriae* (I), *dodonaeifolia* (*fig.* 21), *koa, heterophylla* (IIb, *fig.* 7).

— La variété des types est plus grande chez les *Juliflorae*. Ainsi les *A. craspedocarpa* (type III, *fig.* 11 et 37), *coolgardiensis* (type Id) *doratoxylon* (type Ic) « encadrent » les autres espèces de ce groupe associées dans les types Ia, Ib, IIa.

Les *Pulchellae* ont des graines de types Ia, Ib (*fig.* 19 et 35).

Les *Botryocephalae* ont des graines appartenant aux types Ia, Ib, plus rarement au type Ic (*A. baileyana* — *fig.* 12, 34 —, *A. muellerana, spectabilis*).

Les *Gummiferae* ont des types de formes divers. Il s'agit essentiellement des types I (*fig.* 4 et 40), Ia, II, IIa, IIb. D'autres sont plus rarement représentés (*cf.* diagramme 2), tels les types Ic (*A. amentacea, fig.* 1), Id (*A. vernicosa*), IIIa (*A. lahai*), III (*A. luederitzii* var. *retinens*), IV (*A. macrothyrsa*).

Les espèces de la sous-série *Summibracteatae* ont des types voisins ou identiques (I, Ia). Ceux-ci sont, par contre, très divers dans les deux autres sous-séries.

Les *Vulgares* ont des graines le plus souvent plates appartenant dans plus de la moitié des espèces étudiées (*fig.* 9, 10, 38) aux types III et IV. Les autres espèces se détachent de l'aire principale des *Vulgares* (*cf.* diagramme 2). C'est le cas des *A. berlandieri, greggii, brevispica, kamerunensis, bonariensis, donnaiensis*. Ces deux dernières espèces sont incluses dans l'aire des *Phyllodineae*.

— Les espèces *Capitulatae* ont des graines de formes II, IIa (*A. brevispica* — *fig.* 6 —, *A. kamerunensis*) et I (*A. berlandieri*).

— Les graines des espèces *Spiciflorae* sont de types Ib, II, III, IV ou V.

2. Particularités morphologiques.

Dans une même espèce les graines ont parfois, dans le détail, des formes particulières souvent difficiles à définir. Dans beaucoup

de cas, les graines sont déprimées sur les flancs (*fig.* 32, 33, 39) ou sur la tranche. Elles peuvent avoir un aspect réniforme par creusement de l'une des faces et bombement de l'autre. Parfois l'un des bords est plus ou moins nettement tronqué d'où un aspect dissymétrique très particulier. De telles graines sont notamment fréquentes chez les *A. caven, drepanolobium, farnesiana, giraffae, pennatula, sphaerocephala, sieberana* var. *woodii, caffra, acinacea, craspedocarpa, gracilifolia, rotundifolia,* donc, plus spécialement chez les Acacias *Gummiferae.* Ces formes particulières sont dans certains cas en relation avec la situation respective des graines dans la gousse (graines pluriséríées des *A. caven, farnesiana, giraffae, sphaerocephala*).

La tranche de la graine peut être, en totalité ou partie, parcourue par une carène ou par un sillon.

La carène est rare, incomplète ou peu prononcée chez les *Gummiferae* et *Pulchellae.* Plus fréquente dans les autres séries, elle est notamment saillante et complète dans la plupart des cas chez les *A. catechu, greggii, craspedocarpa* (*fig.* 37), *hispidula, linifolia, rotundifolia* et *spinescens.* Chez *A. vernicosa,* cette carène est parcourue par un sillon (*fig.* 32).

Le sillon est fréquent, mais souvent non continu, chez les *Phyllodineae,* plus rare dans les autres séries. Il est généralement complet, bien prononcé, et parfois large, chez les *A. brachystachya, extensa, microbotrya, rubida* et *tetragonophylla.*

Le bord raphéal peut être tronqué, parfois même un peu déprimé dans une zone voisine du hile. Ceci est net sur les graines des Acacias dont le funicule est élargi à proximité de l'insertion hilaire et adhère étroitement, sur une longueur variable, au bord raphéal. Cette troncature de la région hilo-raphéale est générale chez les *Botryocephalae* et *Pulchellae,* quasi générale chez les *Phyllodineae* (les espèces à funicule peu ou non épaissi faisant exception)[2].

La saillie radiculaire est plus ou moins nettement apparente. Elle est moyennement à fortement saillante dans la plupart des espèces *Vulgares :* la zone hilo-raphéale est alors souvent déprimée en berceau (*fig.* 24). Dans ce groupe, la pointe radiculaire est cependant peu nette ou même non sensible chez les *A. greggii* et *donnaiensis.*

Dans les autres séries, la radicule est faiblement à moyennement saillante en général, ou parfois non sensible. Elle peut être

2. Voir à ce sujet les figures *in* Vassal, 1963.

nettement apparente chez les *A. luederitzii, macrothyrsa* (*Gummiferae*), *brachystachya, tetragonophylla* (*Phyllodineae*).

La forme de la section de la graine est influencée par l'aspect de la tranche et des flancs (carènes, dépressions etc... cf. *fig.* 32, 33). La section peut avoir un aspect subrectangulaire (*A. coolgardiensis*) lorsque le sillon de la tranche est large et peu profond. Les sections sublosangiques sont fréquentes chez les Acacias *Botryocephalae* (*fig.* 34), ainsi que chez les *A. hispidula, implexa, podalyriaefolia, ulicifolia* (*Phyllodineae*).

L'extrémité hilaire de la graine d'*A. coolgardiensis* est marquée par un renflement très prononcé. Il ne s'agit pas d'une saillie radiculaire mais d'un épaississement strictement tégumentaire particulièrement important.

III. COULEUR.

Nous considèrerons successivement chaque série.

Série des Phyllodineae.

Les graines ont très fréquemment une couleur marron foncé brillante. Autour de cette teinte moyenne il faut noter cependant quelques tendances voisines :

— tendance marron clair chez les *A. armata, brachystachya, coolgardiensis, myrtifolia, saligna, sowdeni, spinescens, urophylla;*

— tendance marron foncé noirâtre chez les *A. decora, doratoxylon, elongata, hispidula, longifolia, rotundifolia, suaveolens;*

— tendance noire chez les *A. brachybotrya, buxifolia, conferta, cultriformis, decora, falciformis, linifolia, melanoxylon, microbotrya, notabilis, podalyriaefolia, pycnantha, retinodes, rossei, rubida, undulifolia, vestita, wattsiana.*

Dans les trois espèces *kempeana, ulicifolia* et *victoriae,* les graines sont très curieusement tigrées de marron clair et marron foncé.

En ce qui concerne les graines noires deux faits sont à remarquer : elles sont généralement mates; elles existent essentiellement chez les Acacias *Uninerves Racemosae.*

Série des Pulchellae.

Les graines sont de couleur marron clair à marron foncé, rarement olivâtre, toujours brillante.

Série des Botryocephalae.

Les graines sont noires à marron foncé noirâtre. Les plus foncées sont souvent légèrement mates.

Série des Gummiferae.

Les graines sont le plus souvent de couleur marron clair à marron foncé, parfois olivâtre à rougeâtre. Les *A. caven, farnesiana, giraffae, nilotica* (diverses sous-espèces), *rehmanniana, sphaerocephala,* peuvent aussi avoir des graines marron foncé.

Les *A. constricta* et *vernicosa* ont des graines marbrées de brun et de gris clair.

Les graines des *A. albida* et *giraffae* sont brillantes, alors que les graines des autres espèces sont mates à faiblement brillantes.

Série des Vulgares.

Les graines sont de couleur marron clair, marron olivâtre, à marron foncé (*A. brevispica, greggii, kamerunensis*). Elles sont moyennement brillantes à brillantes.

IV. ÉCUSSON.[3]

L'écusson apparaît sur les graines de plusieurs genres de *Leguminosae.* Il fut remarqué dès 1763 par Adanson[4]. Capitaine [1912], à l'occasion de la description des graines d'*Albizzia,* baptise le sillon qui le circonscrit « ligne λ ». Cambage [1914-1928] puis Brenan [1959] désignent par « aréole » l'aire limitée par ce sillon. Boelcke [1946] puis Corner [1951] dénomment respectivement celui-ci « linea fisural » et « pleurogram ».

Capitaine interprète le sillon comme une ligne de suture. Nos observations sur la germination des Acacias ne confirment pas cette hypothèse. Corner, dans une étude anatomique détaillée, note que le sillon correspond à une fine cassure affectant la couche de cellules palissadiques sous-cuticulaire (voir *fig.* 41, 42, 43). Au cours du développement de la graine, la fissure apparaît peu après que les cellules épidermiques ont cessé de se diviser et commencé à s'allonger en cellules palissadiques. Corner conclut :

---

3. Nous avons choisi le terme « écusson » de Hickel, moins obscur que celui qu'emploie Capitaine.

4. A la p. 313 de son ouvrage *Famille des plantes,* Adanson note : « *Celles* (les graines) *du plus grand nombre de genres de la section des Casses sont marquées... d'un sillon circulaire sur chacune de leurs faces* ».

« *It looks as if the palisade differentiates from two sources, the raphe-antiraphe and the sides of the seed (plus the hilum), so that where these processes meet and interfere the groove results and the pleurogram is inscribed as a morphogenetic symbol* ». Brenan signale en 1959 cette interprétation et regrette le peu d'attention qui lui a été accordé.

L'écusson est fréquemment situé dans une dépression plus ou moins prononcée (*fig.* 20 à 22, 39). Dans quelques rares cas, il se situe sur une crête (*cf. A. craspedocarpa, fig.* 37).

Les longueurs extrêmes et moyennes de l'écusson (Lec, Lecm) ont été mesurées. Elles sont données à titre indicatif dans le tableau des pages (7) à (10).

La forme générale de l'écusson dépend de celle de la graine, du moins lorsqu'il est de grande taille; par son tracé il suit ainsi approximativement les contours de la graine. Quand l'écusson est petit, sa forme peut rappeler celle de la graine ou s'en distingue plus ou moins (comparer les *fig.* 10 et 11 par exemple).

— L'écusson est toujours ouvert dans 75 % des espèces étudiées. L'ouverture peut avoir un aspect en goulot plus ou moins large notamment chez les *A. baileyana, cardiophylla, irrorata, muellerana, spectabilis* (*Botryocephalae*) *cultriformis, falciformis, longifolia, oxycedrus, rubida, undulifolia* (*Phyllodineae*) et *A. farnesiana* (*Gummiferae*).

— L'écusson est le plus souvent ouvert et rarement fermé chez les *A. calamifolia* (*fig.* 13), *conferta, continua, cultriformis, heterophylla* (*fig.* 7), *kempeana* (*fig.* 22), *tetragonophylla, undulifolia* (*Phyllodineae*), *karroo, macrothyrsa* (*Gummiferae*).

— L'écusson est indifféremment ouvert ou fermé chez les *A. pulchella* (*Pulchellae*), *falciformis, hispidula, saligna* (*Phyllodineae*), *nilotica* subsp. *indica, sieberana* var. *villosa* (*Gummiferae*).

— L'écusson est rarement ouvert, le plus souvent fermé chez les *A. pentadenia* (*fig.* 19 - *Pulchellae*), *confusa* (*fig.* 8), *decora, spinescens, vestita* (*Phyllodineae*), *nilotica* subsp. *adstringens et kraussiana* (*fig.* 4), *rehmanniana* (*Gummiferae*).

— L'écusson est toujours fermé chez les *A. botrycephala* (*Botryocephalae*), *brachybotrya, extensa, iteaphylla, microbotrya, retinodes, suaveolens, ulicifolia wattsiana* (*Phyllodineae*), *giraffae* (*Gummiferae*) *et donnaiensis* (*Vulgares*).

Au total, l'écusson est le plus souvent ouvert chez les *Vulgares* (à l'exception d'*A. donnaiensis*) et les *Botryocephalae* (sauf chez *A. botrycephala*). Dans ce dernier groupe, l'ouverture de l'écusson

est toutefois généralement étroite. Les écussons fermés sont fréquents chez les *Pulchellae*, possibles dans plusieurs espèces de *Gummiferae* et *Phyllodineae*. Dans la série des *Phyllodineae*, les écussons fermés sont particulièrement nombreux chez les *Uninerves*, plus spécialement chez les *Racemosae*.

Certaines particularités morphologiques de l'écusson sont à signaler.

Chez *A. berlandieri*, l'écusson, typiquement en U large et très peu refermé, peut être incomplètement tracé, le sillon n'étant généralement repérable que vers les bords raphéal et antiraphéal. L'écusson est susceptible d'être absent sur une face, ou présent, mais alors nettement décentré.

Chez *A. farnesiana* et *caven*, la déformation des graines, signalée plus haut, peut entraîner le fractionnement de l'un des écussons. Une aire généralement étroite et fermée, ressemblant à un 3e écusson, est ainsi visible dans ce cas (voir *fig.* 25 c *in* Vassal, 1963).

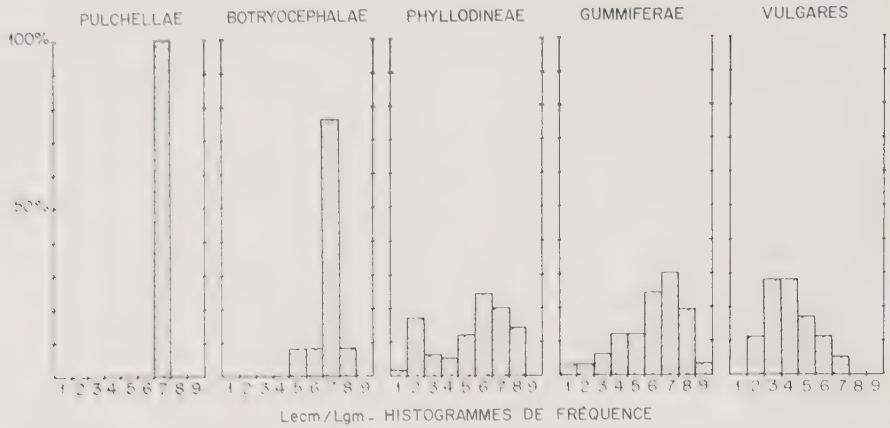
Dans quelques cas, à l'intérieur de l'écusson, a été observée une aire privilégiée, nettement plus petite, et plus floue, souvent légèrement en relief, fermée ou non. Il faudrait étudier attentivement la morphogenèse de la graine pour donner une interprétation à cette structure particulière. Celle-ci a été notée sur quelques graines des *A. dealbata, elata, irrorata, mearnsii (Botryocephalae), calamifolia, conferta, linifolia (Phyllodineae)* et *berlandieri (Vulgares)*. On se reportera à ce sujet aux figures 3 et 19 *in* Vassal, 1963.

Pour rendre compte de l'importance relative de l'écusson, dans les diverses espèces étudiées, nous avons calculé les valeurs du rapport longueur moyenne de l'écusson/longueur moyenne de la graine (Lecm/Lgm). Celles-ci sont indiquées dans le tableau des pages (7) à (10).

Ces valeurs ont été groupées en classes distinctes selon le principe suivant :

Lecm/Lgm	classe	Lecm/Lgm	classe
< 0,10	1	0,55-0,65	6
0,11-0,21	2	0,66-0,76	7
0,22-0,32	3	0,77-0,87	8
0,33-0,43	4	0,88-0,98	9
0,44-0,54	5		

Le pourcentage d'espèces se rattachant à chacune des classes a été calculé pour les différentes séries. Les histogrammes de fréquence ci-dessous résument ces résultats.



Il apparaît clairement que les *Botryocephalae* et *Pulchellae* ont des écussons de proportions identiques ou très voisines. Il s'agit ici d'écussons relativement grands (classe 7).

Par contre une plus grande diversité se manifeste dans les autres séries.

L'histogramme des *Phyllodineae* est de type bimodal. Un maximum se situe au niveau de la classe 2, un autre au niveau des classes 6, 7. Si l'on recherche comment se répartissent les principales subdivisions des *Phyllodineae* dans cet histogramme, il apparaît les faits suivants.

Les Acacias *Continuae* se situent dans les classes 1, 2 et 3.

Les Acacias *Pungentes* ont des écussons de proportions très diverses (classes 2, 3, 6, 8).

Il en est de même des Acacias *Calamiformes* qui appartiennent aux classes 3, 5, 6 et 8.

Les Acacias de la sous-série des *Uninerves* (à l'exception des *A. strongylophylla, graffiana* et *victoriae* appartenant à la classe 2), s'incluent dans les classes 4 à 7. Le plus grand nombre d'entre eux se situent dans les classes 5 et 6.

Les Acacias *Plurinerves*, à l'exception d'*A. amblygona* (classe 2), s'intègrent dans les classes 6 à 8.

Les 2/3 des Acacias *Juliflorae* se répartissent dans les classes 2 et 3 (essentiellement en classe 2). Les autres espèces de ce groupe *(A. doratoxylon, gracilifolia, longifolia)* s'incluent dans les classes 6 à 8.

Les *Gummiferae* ont des écussons d'importance très variable (classes 1 à 9). Toutefois, un nombre important d'espèces s'inclut dans les classes 6 à 8. Les *Basibracteatae* et *Medi-*

bracteatae se répartissent dans toute la gamme des classes. Les *Summibracteatae* appartiennent aux classes 5 à 8.

Chez les *Vulgares*, l'amplitude de variations est un peu plus faible. Les espèces se situent dans les classes 2 à 7, avec un maximum de fréquence dans les classes 3 et 4. Les espèces *Spiciflorae* et *Capitulatae* appartiennent respectivement aux classes 2 à 6 et 4 à 7.

V. FUNICULE.

A. GÉNÉRALITÉS

L'importance de la morphologie du funicule pour la caractérisation des espèces et groupements d'espèces dans le genre *Acacia* est apparue à Bentham qui, dès 1842, dans la diagnose du genre *Acacia*, précise « *semina ... appensa funiculo filiformi juxta semen saepe plus minusve in strophiolam dilatato* ». Ce même auteur inclut, en 1864, des indications sur la morphologie du funicule dans les diagnoses des espèces australiennes et parle de funicule plissé ou non, souvent épaissi en « arille » charnu « *usually described as a strophiole* ».

Vu l'imprécision, la trop grande généralité ou les contradictions des définitions relatives aux diverses expansions charnues des graines, nous avons évité, dans notre précédente note de 1963, d'utiliser le terme « arille ». Néanmoins, nous avons parlé dans certains cas de « funicules épaissis ». L'expansion charnue de la graine nous paraît toujours être, chez les Acacias, le résultat d'une hypertrophie plus ou moins marquée et étendue du funicule. Si l'on accorde un sens large au terme arille (Baillon, Germain de Saint Pierre, Font Quer)[5], on peut donc considérer que les Acacias ont des arilles funiculaires (*cf.* Pfeiffer, 1891). Dans les diverses espèces étudiées il existe tous les intermédiaires entre funicules non hypertrophiés et arilles funiculaires bien caractérisés.

---

5. Dans une étude sur les vrais et faux arilles, Planchon [1845], complétant les définitions de Gaertner [1789] et Richard [dict. bot. 1800], définit l'arille comme un tégument accessoire de l'ovule recouvrant l'exostome. Il distingue cette formation de l'arillode ou faux arille, « *dilatation en expansion des bords de l'exostome* » (l'exostome étant le micropyle de la graine mûre). Pour Baillon (C.R.A.S., LXXVIII, p. 779) arille et arillode sont analogues. Germain de saint Pierre, dans son Nouveau Dictionnaire de Botanique de 1870, donne un sens très large au mot « arille » où il place arillodes strophioles et caroncules. Il qualifie les différents types d'arilles suivant leur origine : funiculique, raphique, chalazique, exostomique, testique... Font-Quer, dans son Dictionnaire de Botanique de 1953, reprend les conceptions de G. de saint Pierre, faisant ainsi de la caroncule un petit arille micropylaire et de la strophiole un arille funiculaire de faibles dimensions.

B. PRINCIPAUX TYPES ET SOUS-TYPES DE FUNICULES

L'aspect du funicule varie beaucoup selon les espèces ou même parfois selon les individus d'une même espèce (*fig.* 1 à 23 et 25 à 31). Il nous a paru nécessaire de chercher à définir, à l'aide de critères qualitatifs et quantitatifs, des types de funicules bien caractérisés. Voici les bases de ce classement et les différentes subdivisions proposées.

Remarques.

— L'épaisseur du funicule est mesurée dans le plan d'aplatissement de la graine.
— Le nombre de plis du funicule est indiqué selon le principe illustré par la figure 30.

Funicule d'épaisseur maximale inférieure au 1/10 de Lgm, préalablement orienté de façon variable, rarement étalé latéralement de part et d'autre du hile : types A, B, C.

★ Funicule filiforme (épaisseur moyenne inférieure ou égale au 1/25 de Lgm), dans certains cas légèrement plus épais à proximité du hile, à plis lâches ou non plissé.

■ Funicule filiforme sur toute sa longueur;

□ funicule d'abord orienté vers le bord antiraphéal ..... A1a (*fig.* 1)

□ funicule d'abord orienté vers le bord raphéal ..... A1b (*fig.* 2)

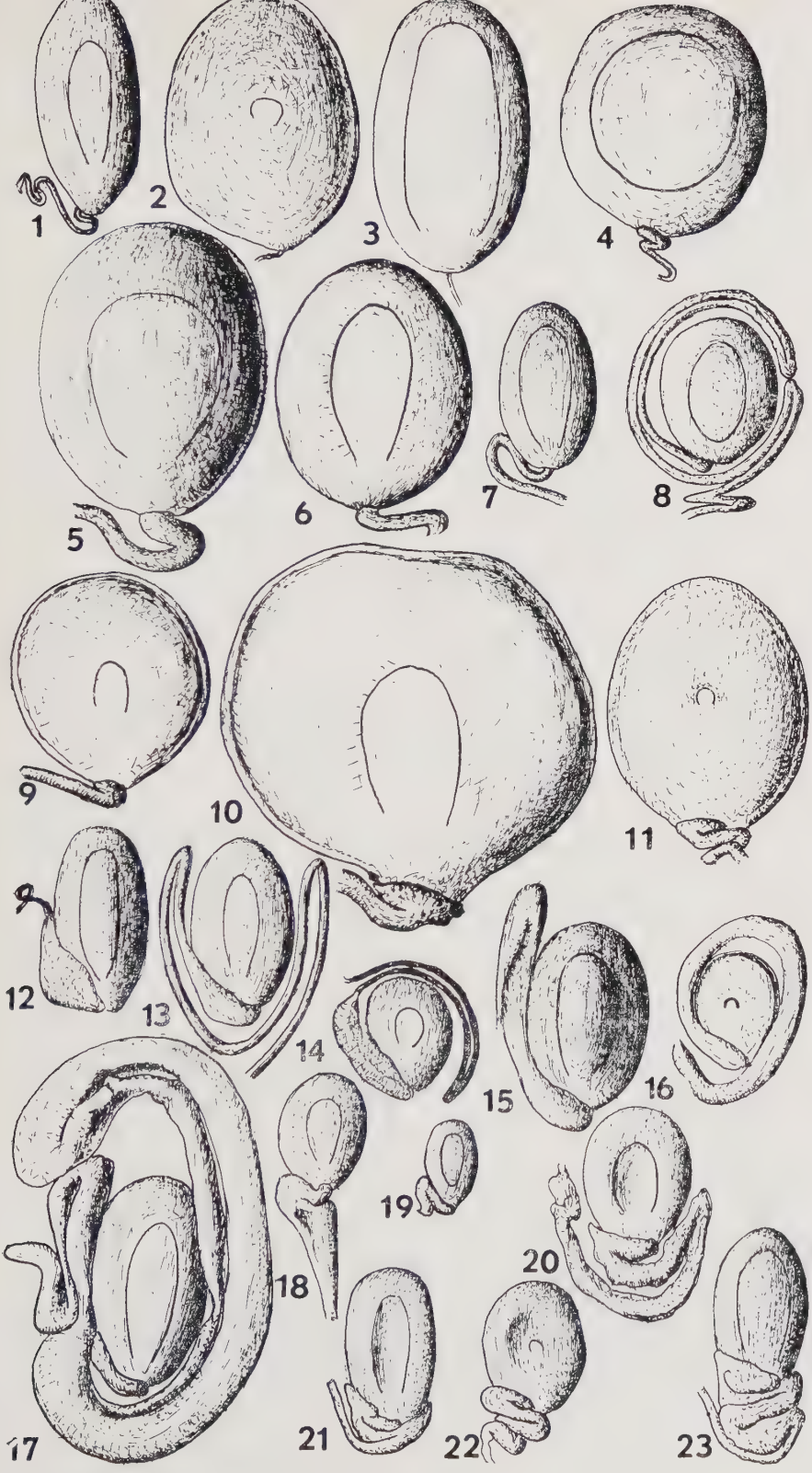
□ funicule à orientation imprécise ou subperpendiculaire à l'extrémité hilaire ..... A1c (*fig.* 3)

■ Funicule filiforme au-delà d'un épaississement préhilaire court, d'abord orienté vers le bord antiraphéal ..... A2 (*fig.* 4, 25)

MORPHOLOGIE GÉNÉRALE DE LA GRAINE (× 4)

FIG. 1 : *A. amentacea* (f. A1 a). — FIG. 2 : *A. peuce* (f. A1 b). — FIG. 3 : *A. albida* (f. A1 c). — FIG. 4 : *A. nilotica* subsp. *adstringens* (f. A2). — FIG. 5 : *A. robusta* (f. B2). — FIG. 6 : *A. brevispica* subsp. *dregeana* (f. B1 a). — FIG. 7 : *A. heterophylla* (f. B1 b). — FIG. 8 : *A. conjusa* (f. B3). — FIG. 9 : *A. caffra* (f. C1). — FIG. 10 : *A. galpinii* (f. C2). — FIG. 11 : *A. craspedocarpa* (f. C3). — FIG. 12 : *A. baileyana* (f. D1). — FIG. 13 : *A. calamifolia* (f. D2). — FIG. 14 : *A. notabilis* (f. D3). — FIG. 15 : *A. hispidula* (f. D4). — FIG. 16 : *A. tetragonophylla* (f. D5). — FIG. 17 : *A cyclopis* (f. D6). — FIG. 18 : *A. diptera* (f. D7). — FIG. 19 : *A. pentadenia* (f. D8 a). — FIG. 20 : *A. ligulata* (f. D8 b). — FIG. 21 : *A. dodonaeifolia* (f. D8 b). — FIG. 22 : *A. kempeana* (f. D8 c). — FIG. 23 : *A implexa* (f. D8 d).

Nota : Le type de funicule est indiqué entre parenthèses (f. = funicule). La trace raphéale est située à gauche dans toutes les figures. Le funicule d'*A. confusa* est représenté d'après C. D. LA RUE [1954].


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23

★ Funicule moyennement épais (épaisseur moyenne supérieure au 1/25 de Lgm, le plus souvent comprise entre 1/10 et 1/20 de Lgm), dans certains cas légèrement plus épais à proximité du hile.

■ Pli(s) lâche(s) ou pas de plis près de l'insertion hilaire; funicule non étalé de part et d'autre du hile ou très faiblement;

□ funicule n'enveloppant pas la graine;

◇ funicule d'épaisseur subrégulière;

⊕ d'abord orienté vers le bord antiraphéal. B1a (*fig.* 6)

⊕ d'abord orienté vers le bord raphéal. B1b (*fig.* 7)

◇ funicule d'épaisseur subrégulière au-delà d'un épaississement préhilaire court, d'abord orienté vers le bord antiraphéal ..... B2 (*fig.* 5)

□ funicule enveloppant la graine par le bord raphéal, puis, partiellement par le bord antiraphéal, revenant ensuite par le bord raphéal pour envelopper encore partiellement le bord raphéal ..... B3 (*fig.* 8)[6]

■ 1 à 2 plis serrés et courts; funicule généralement étalé largement de part et d'autre du hile;

□ un pli très court, en crosse, orienté vers le bord antiraphéal, au-delà duquel le funicule s'oriente vers le bord raphéal; funicule d'épaisseur subrégulière;

◇ pli sans prolongement charnu vers le bord antiraphéal ..... C1 (*fig.* 9, 26)

◇ pli avec prolongement charnu vers le bord antiraphéal ..... C2 (*fig.* 10, 27)

□ un à deux plis serrés, le premier étant orienté vers le bord raphéal; funicule d'épaisseur subrégulière ou légèrement plus épais à proximité du hile ... C3 (*fig.* 11, 30)

Funicule d'épaisseur maximale supérieure au 1/10 de Lgm (le plus souvent comprise entre 1/3 et 1/8 de Lgm), préalablement orienté vers le bord raphéal, plus ou moins largement étalé de part et d'autre du hile et au-delà, dans sa fraction épaissie adhérant à la graine[7] : type D.

★ Funicule non plissé près du hile.

■ Funicule à fraction préhilaire plus épaisse et charnue, de longueur inférieure ou au plus égale à celle de la graine;

6. Nous n'avons pu caractériser ce sous-type de funicule d'après les graines que nous possédons en collection car cet organe, très fragile, n'était pas conservé en totalité. Nous nous basons donc, pour définir cette catégorie très particulière de funicule, sur l'observation de C. D. La Rue, 1954.

7. Au niveau de l'adhérence à la graine, le bord raphéal est plus ou moins nettement tronqué à faiblement déprimé.

- ☐ fraction non épaissie du funicule n'enveloppant pas la graine ..... D1 (*fig.* 12, 28)
- ☐ fraction non épaissie du funicule épousant la forme de la graine sur le bord raphéal, revenant parallèlement à ce même bord et enveloppant la graine par le bord antiraphéal pour revenir, parallèlement à ce bord, vers l'extrémité hilaire ..... D2 (*fig.* 13)
- ☐ fraction non épaissie du funicule enveloppant la graine par le bord raphéal, puis par le bord antiraphéal (sur une longueur variable) et revenant ensuite parallèlement au bord raphéal ..... D3 (*fig.* 14)

■ Funicule épaissi et charnu en totalité ou au moins sur une longueur supérieure à celle de la graine;

- ☐ fraction épaissie atteignant l'extrémité opposée au hile, puis de nouveau parallèle au bord raphéal. D4 (*fig.* 15)
- ☐ funicule épaissi en totalité;
  - ◇ funicule enveloppant une seule fois la graine par le bord raphéal puis par le bord antiraphéal revenant parfois épouser une partie du bord raphéal .... D5 (*fig.* 16)
  - ◇ funicule enveloppant deux fois la graine plus ou moins complètement, d'abord par le bord raphéal (totalité ou partie) puis par le bord antiraphéal (totalité ou partie) et enfin parfois de nouveau par le bord raphéal ..... D6 (*fig.* 17)

★ Funicule plus ou moins plissé près du hile.

■ Funicule épaissi et charnu sur toute sa longueur, adhérant à la graine au niveau d'un pli préhilaire .... D7 (*fig.* 18)

■ Funicule épaissi et charnu au niveau d'un nombre variable de plis serrés ou plus ou moins dissociés coiffant l'extrémité hilaire;

- ☐ 1 pli ..... D8a (*fig.* 19, 29)
- ☐ 2 plis ..... D8b (*fig.* 20, 21)
- ☐ 3 plis ..... D8c (*fig.* 22)
- ☐ 4 plis ..... D8d (*fig.* 23)

Le tableau des pages (7) à (10) indique, pour chaque espèce, le type de funicule correspondant.

Remarque : Dans ce classement nous ne tenons pas compte des petits plis qui sont parfois visibles sur la portion du funicule qui n'adhère pas à la graine. Ceux-ci pourraient éventuellement avoir un intérêt pour caractériser des subdivisions de détail. Le classement proposé ne peut rendre compte que de la physionomie globale

du funicule et non des détails ou des variations individuelles légères (cf. *fig.* 31 a, b, c, d).

Étudions comment ces divers types de funicules se répartissent dans chacun des groupes.

Les *Phyllodineae* ont essentiellement des funicules D1 et D8. Les sous types D2 à D7 leur sont dévolus exclusivement. Les sous-types D1 à D8 ont des affinités certaines et doivent pouvoir se classer en continuité les uns avec les autres. Voici, pour chacune des grandes subdivisions de ce groupe, les sous-types de funicules correspondants.

Alatae.
D7 : *A. diptera* (*fig.* 18).

Continuae.
A1b : *A. peuce* (*fig.* 2) ;
D1 : *A. continua* ;
D8b (c) : *A. triptera.*

Pungentes.
A1b : *A. ulicifolia* ;
D1 : *A. spinescens* ;
D5 : *A. tetragonophylla* (*fig.* 16) ;
D8b : *A. verticillata* ; D8bc : *A. oxycedrus.*

Calamiformes.
D2 : *A. calamifolia* (*fig.* 13) ;
D8a : *A. extensa* ; D8ab : *A. sowdeni* (*fig.* 31 a, b, c, d) ;
D8b : *A. elongata* ; D8b (c) : *A. rossei.*

Brunioideae.
D1 : *A. conferta.*

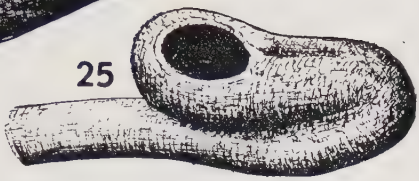
Uninerves.
A1b, B1b : *A. graffiana* ;

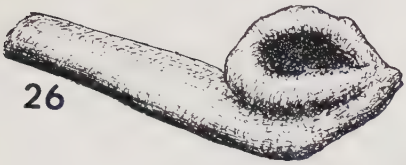
ZONE HILO-RAPHÉALE ET FUNICULES

FIG. 24 : *A. caffra*, zone hilo-raphéale (× 20). — FIG. 25 : *A. gerrardii* var. *gerrardii*, funicule A2 détaché de la graine (× 20). — FIG. 26 : *A. caffra*, funicule C1 détaché de la graine (× 20). — FIG. 27 : *A. galpinii*, funicule C2 détaché de la graine (× 20). — FIG. 28 : *A. saligna*, funicule D1 détaché de la graine (× 20). — FIG. 29 : *A. extensa*, funicule D8 a détaché de la graine (× 20). — FIG. 30 : *A. craspedocarpa*, funicule C3 détaché de la graine (× 20). — FIG. 31 abcd : *A. sowdeni*, différents aspects du funicule (× 8).

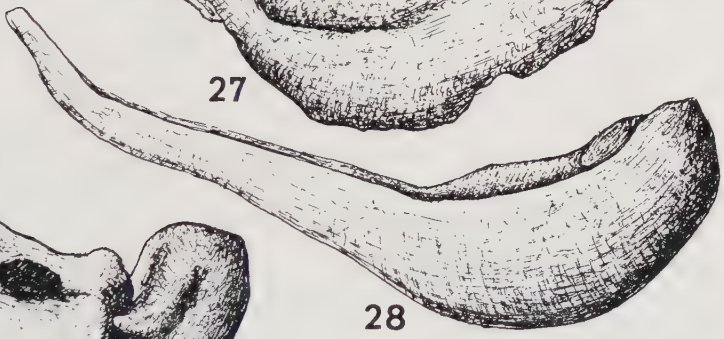
Nota : La trace raphéale est supposée ou située à gauche dans toutes les figures.

24
Trace
raphéale
Hile


25


26

27


28

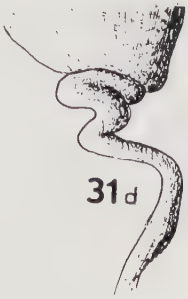
29

30

31a

31b

31c


31d

D1 : *A. acinacea, brachybotrya, buxifolia, cultriformis, decora, falciformis, iteaphylla, linifolia, microbotrya, myrtifolia, podalyriaefolia, pycnantha, rotundifolia, saligna, undulifolia, vestita*;
D2, D3 : *A. notabilis* (*fig.* 14);
D3 : *A. retinodes, rubida, wattsiana*;
D4 : *A. hispidula* (*fig.* 15);
D8b : *A. armata, dodonaeifolia* (*fig.* 21), *glandulicarpa, ligulata* (*fig.* 20). *stricta*; D8b (c) : *A. strongylophylla;* D8bcd : *A. suaveolens*; D8abcd : *A. victoriae.*

Plurinerves.

A1b : *A. koa*;
B1 (a)b : *A. heterophylla* (*fig.* 7);
B1b, C3 : *A. stenophylla*;
B3 : *A. confusa* (*fig.* 8);
D1 : *A. amblygona*;
D6 : *A. cyclopis* (*fig.* 17), *melanoxylon*;
D8b (c) : *A. farinosa, subporosa*; D8(ab)c : *A. urophylla*;
D8bcd : *A. implexa* (*fig.* 23).

Juliflorae.

C3 : *A. brachystachya, craspedocarpa* (*fig.* 11), *grasbyi*;
D8b : *A. acuminata, coolgardiensis, gracilifolia, longifolia*;
D8b (c) : *A. doratoxylon*; D8bcd : *A. kempeana* (*fig.* 22).

D'après la répartition des sous-types de funicules dans les différentes subdivisions de *Phyllodineae*, il apparaît nettement que la catégorie D1 est essentiellement dévolue aux *Uninerves* et plus particulièrement aux espèces du sous-groupe des *Racemosae*. Les espèces du sous-type D3, très proche de D1, appartiennent également aux *Racemosae*. Le sous-type D6 est particulier à deux espèces *Plurinerves*. Au sous-type D8 et à ses différentes subdivisions se rattachent des espèces issues des diverses subdivisions des *Phyllodineae*.

Les *Pulchellae* ont des funicules D1 et D8a (b) (*fig.* 19). Les sous-types D8a (b) n'ont pas été observés chez *A. pulchella*.

Les *Botryocephalae* ont des funicules appartenant au même sous-type D1 (*fig.* 12).

Les *Gummiferae* se rattachent essentiellement aux sous-types A1a, A2, B1a, B2. Voici pour chacune des grandes subdivisions de ce groupe les funicules correspondants.

Basibracteatae.

A1a : *A. amentacea* (*fig.* 1), *sphaerocephala;*

A1c : *A. albida* (*fig.* 3) ;
B1a : *A. horrida, lahai.*

Medibracteatae.

A1a : *A. constricta, vernicosa;*
A1a, c : *A. leucophloea;*
A1a, A2 : *A. nilotica* subsp. *adstringens* (*fig.* 4), subsp. *indica* et subsp. *kraussiana, tortilis* subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana;*
A2 : *A. drepanolobium, gerrardii* var. *gerrardii, hockii, karroo, kirkii* subsp. *kirkii, seyal* var. *fistula* et var. *seyal;*
B1a : *A. abyssinica* subsp. *calophylla, bidwilli, rehmanniana;*
B1a, B2 : *A. hebeclada, macrothyrsa;*
A2, B2 : *A. robusta* (*fig.* 5) ;
C1 : *A. luederitzii* var. *retinens.*

Summibracteatae.

A1a : *A. caven, giraffae, pennatula;*
A1a, c : *A. farnesiana;*
B1a : *A. sieberana* var. *woodii;*
B1a, B2 : *A. sieberana* var. *villosa.*

Espèces non situées dans ce classement.

A1a : *A. coulteri;*
B1a, B2 : *A. dolichocephala.*

D'après ce classement, il apparaît que les *Medibracteatae* ont des sous-types de funicules très divers. Les sous-types A2 et B2 leur sont dévolus en quasi-totalité. Les *Summibracteatae* et *Basibracteatae* ont des funicules A1a, A1c ou B1a et, exceptionnellement B2 (*A. sieberana* var. *villosa*).

Les *Vulgares* ont, pour la plupart, des funicules B1a, C1 et C2. Voici les sous-types correspondant aux diverses subdivisions[8].

Gerontogeae Spiciflorae.

Ataxacanthae.

A1a : *A. donnaiensis;*
B1a : *A. ataxacantha.*

Diacanthae et *Triacanthae.*

C1 : *A. caffra* (*fig.* 9), *catechu;*
C1, C2 : *A. polyacantha* subsp. *polyacantha, senegal;*

8. En ce qui concerne le sous-type A1, assez rare dans ce groupe, la détermination des subdivisions A1 a, A1 b, A1 c est ici basée sur un faible nombre d'échantillons, du fait de la très grande fragilité de ces funicules et de l'impossibilité dans laquelle nous avons été d'observer plusieurs graines en place dans la gousse. Pour *A. berlandieri,* un seul funicule a pu être observé.

C2 : *A. galpinii* (*fig.* 10), *laeta, lenticularis, modesta, nigrescens, polyacantha* subsp. *campylacantha.*

Americanae Spiciflorae.

A1c : *A. greggii;*
A1a : *A. bonariensis.*

Americanae Capitulatae.

A1b : *A. berlandieri*[8].

Gerontogeae Capitulatae.

B1a : *A. brevispica* subsp. *brevispica* et subsp. *dregeana* (*fig.* 6), *kamerunensis.*

Il ressort de ce classement que les *Gerontogeae Spiciflorae* appartenant aux sous-groupes *Diacanthae* et *Triacanthae* se distinguent nettement des autres groupes ou sous-groupes par leurs sous-types de funicules C1 et C2. Les deux espèces *Gerontogeae Capitulatae* ont le même funicule (B1a).

Au total, et de manière globale, il apparaît quelques faits importants.

Les Acacias *Phyllodineae, Botryocephalae* et *Pulchellae* (sauf très rares cas individuels[9]) ont des funicules préalablement orientés vers le bord raphéal. Les sous-types B1b, C3 et les diverses variantes du type D leur sont entièrement dévolus. Le funicule A1b y est exceptionnel (*A. peuce*). Rappelons que toutes les espèces *Botryocephalae* ont des funicules D1.

Les Acacias *Gummiferae* et *Vulgares* ont, très généralement, des funicules préalablement orientés vers le bord antiraphéal. Toutefois, *A. berlandieri* pourrait faire exception à cette « loi »[8], de même que les espèces à funicule orienté de façon imprécise ou subperpendiculairement à l'extrémité hilaire (*A. albida, greggii ...*). Les funicules de ces deux groupes appartiennent dans la plupart des cas aux sous-types A1a, A2, B1a, B2, C1, C2. Les funicules C1, C2 sont l'apanage presque exclusif de quelques espèces *Vulgares* (à l'exception d'*A. luederitzii* var. *retinens* du groupe des *Gummiferae*).

C. COULEUR DU FUNICULE

Les funicules sont le plus souvent de couleur jaune à jaune orangé. Certains sont parfois marron ou rougeâtre. Ces teintes peuvent varier selon les graines d'un même lot ou suivant la partie du funicule considérée. Notons que le funicule d'*A. ligulata* est d'un rouge orangé vif très caractéristique.

---

9. Cf. *A. heterophylla.*

VI. ZONE HILO-RAPHÉALE.

Cette zone associe le hile et la trace raphéale.

Rappelons que la trace raphéale correspond à la « marca raféal » de Boelcke [1946] et la « plage subhilaire » de Pitot [1936]. La région hilo-raphéale des graines d'Acacias n'a été bien observée que par Boelcke, sur 20 espèces, dont 11 sont également étudiées ici[10]. Cet auteur n'utilise cependant que très partiellement ses observations sur le hile et la « marca raféal » dans sa clé des espèces d'Acacias. Nous avons vérifié sur plusieurs espèces que cette trace raphéale correspond à une sorte de fenêtre au niveau de laquelle le cordon vasculaire raphéal peut être vu par transparence. Dans l'axe de cette trace le cordon forme une plage de couleur ivoire, généralement étroite, elliptique, ovale ou obovale, s'appuyant contre les téguments externes amincis et s'enfonce ensuite dans la profondeur des téguments internes sur toute la longueur du bord raphéal (voir Pitot, 1936, p. 67). En grattant légèrement les téguments au niveau de la trace raphéale, à l'aide d'une pointe fine, on peut mettre à nu le cordon raphéal. Les téguments, au niveau de la trace raphéale, sont souvent jaunâtres et présentent parfois un aspect boursouflé. On peut d'ailleurs parfois provoquer ce boursouflement par la pression d'une pointe de scalpel. Cette trace raphéale qui rapproche le cordon raphéal du milieu extérieur a un rôle énigmatique. Sa forme est le plus souvent elliptique (parfois étroite ou large), plus rarement obovale ou ovale. Elle est fréquemment saillante.

Le hile (hile apparent) est généralement en position subapicale, de forme elliptique à elliptique oblongue, parfois étroite ou large, dans quelques cas ovale ou obovale.

La zone hilo-raphéale peut être déprimée. La dépression, parfois nettement limitée par la saillie radiculaire et une légère bosse sur le bord raphéal, est moyennement nette à nette chez les Acacias *Vulgares* (sauf chez les *A. bonariensis* et *donnaiensis* où elle est nulle à peu prononcée). Dans les autres groupes elle est le plus souvent faiblement sensible ou nulle. Notons cependant des dépressions moyennement accusées chez les *A. luederitzii* var. *retinens* et *macrothyrsa* (*Gummiferae Medibracteatae*), *brachystachya, craspedocarpa, grasbyi* (*Phyllodineae Juliflorae*), *graffiana, saligna* (*Phyllodineae Uninerves*).

Signalons que, parfois, hile et trace raphéale sont séparés par une légère saillie (*A. ataxacantha, catechu, berlandieri...*).

---

10. Il s'agit des *A. baileyana, bonariensis, caven, cultriformis, decurrens, horrida, longifolia, melanoxylon, podalyriaefolia, retinodes et saligna.*

L'étude de la longueur relative du hile et de la trace raphéale nous a paru instructive. La valeur approchée[11] du rapport longueur moyenne du hile/longueur moyenne de la trace raphéale (Lhm/Lrm) a été calculée pour les différentes espèces. Les valeurs obtenues sont associées en classes selon le principe suiva :

Lhm/Lrm	Classe
< 0,5	1
0,6-1,0	2
1,1-1,5	3
1,6-2,0	4
2,1-2,5	5
2,6-3,0	6
3,1-3,5	7
3,6-4,0	8

La situation des espèces dans ces diverses classes est donnée dans le tableau des pages (7) à (10). Les différentes séries recouvrent un certain nombre de ces classes.

Les Acacias *Phyllodineae* sont dispersés dans les classes 2 à 8.

— Les sous-séries des *Continuae, Pungentes* et *Calamiformes* occupent respectivement les classes 2 et 3, 2 à 5, 2 et 4.

— La sous-série des *Uninerves* est présente dans les classes 2 à 8. Dans ce groupe les *Racemosae* se situent essentiellement dans les classes 4 à 6, mais quelques espèces font partie des classes 2 (*A. graffiana*), 3 (*A. ligulata, suaveolens*) et 7 (*A. brachybotrya, podalyriaefolia*).

— La sous-série des *Plurinerves* est présente dans les classes 2 à 6.

— La sous-série des *Juliflorae* se situe dans les classes 2, 3 et 5.

Les Acacias *Pulchellae* sont situés dans les classes 3 à 5.

Les Acacias *Botryocephalae* sont nombreux dans les classes 4 et 5, plus rares dans les classes 6 (*A. muellerana, baileyana*) et 7 (*A. botrycephala*).

Les Acacias *Gummiferae* s'échelonnent des classes 1 à 4. A l'exception d'*A. lahai* (classe 4), les espèces *Basibracteatae* et *Summibracteatae* appartiennent aux classes 1 et 2. Les espèces *Medibracteatae* se répartissent dans les classes 1 à 4.

---

11. Les valeurs de ce rapport sont approchées car le nombre de mesures effectuées n'a souvent pas excédé la dizaine.

Les Acacias *Vulgares* s'incluent dans les classes 1 et 3 à 7. Les espèces *greggii, berlandieri* et *donnaiensis* sont nettement isolées dans la classe 1.

VII. MORPHOLOGIE INTERNE.

Dans ce paragraphe l'étude de la morphologie interne des graines est envisagée uniquement du point de vue macroscopique. Au grossissement × 40 il est tout au plus possible de distinguer dans les téguments la cuticule, la couche de cellules en palissade (cellules de Malpighi) assimilables au testa, et une strate interne complexe, généralement marron foncé, plus épaisse, correspondant au tegmen (*fig.* 41 à 43).

Les téguments sont parfois d'épaisseur irrégulière (*fig.* 36, 37, 39, 40). Ainsi le tegmen peut être plus développé sur les flancs de la graine (*A. amblygona, continua, graffiana, kempeana, spinescens, strongylophylla, victoriae...*), parfois plus particulièrement au niveau de l'écusson (*A. grasbyi...*) et plus précisément au niveau du sillon (*A. stenophylla, A. craspedocarpa, fig.* 37). Lorsque les graines sont carénées, le tegmen est également plus épais au niveau de la tranche (*fig.* 37). La cuticule est souvent plus épaisse au niveau de l'écusson (*fig.* 43). Celui-ci a souvent, de ce fait, un aspect craquelé en surface et sa teinte peut apparaître plus claire que le reste des téguments. Une striation particulière de la cuticule, parallèle au tracé du sillon de l'écusson vers l'intérieur et l'extérieur de celui-ci, a été notée chez les *A. hispidula* (*Phyllodineae*) *dolichocephala* et *horrida* (*Gummiferae*) ; l'aspect général donne l'illusion de plusieurs écussons emboîtés les uns dans les autres. Ces stries n'affectent en réalité que la cuticule alors que le sillon de l'écusson correspond à une fissure dans le testa (*fig.* 41 à 43).

L'albumen, quand il est présent, se situe d'ordinaire au niveau des flancs de la graine (*fig.* 39, 42, 43). Il ne constitue pas nécessairement une couche régulière. Dans tous les cas observés cet albumen est de type vitreux.

Dans le cadre de cette étude succincte de la morphologie interne des graines, nous nous limitons à l'exploitation de deux critères :

— l'épaisseur relative des téguments,

— la présence ou l'absence d'albumen.

Épaisseur relative des téguments.

L'épaisseur totale des téguments (testa + tegmen + cuticule) a été mesurée sur des sections transversales réalisées à mi-longueur environ de la graine. Lorsque les téguments ont une épaisseur

variable dans la même graine, deux mesures (maximum et minimum) ont été faites et la moyenne entre ces deux mesures calculée.

Afin de rendre compte de l'épaisseur relative des téguments nous avons, pour chaque espèce, calculé la valeur du rapport longueur moyenne de la graine/épaisseur moyenne des téguments (Lgm/Etm).

Ces valeurs sont regroupées en classes de la manière suivante :

Lgm/Etm	Classe
< 20	1
21-35	2
36-50	3
51-65	4

La place des espèces dans les diverses classes est indiquée dans le tableau des pages (7) à (10). Le regroupement des espèces ainsi réalisé fait ressortir quelques faits importants.

Les *Phyllodineae* ont des représentants dans chacune des classes.
— Les *Continuae* sont dispersés dans les classes 1, 2 et 4.
— Les *Pungentes* s'incluent dans les classes 1 et 2.
— Les *Calamiformes* se situent dans les classes 1 à 3.
— Les *Uninerves* sont présents dans les classes 1 à 3.

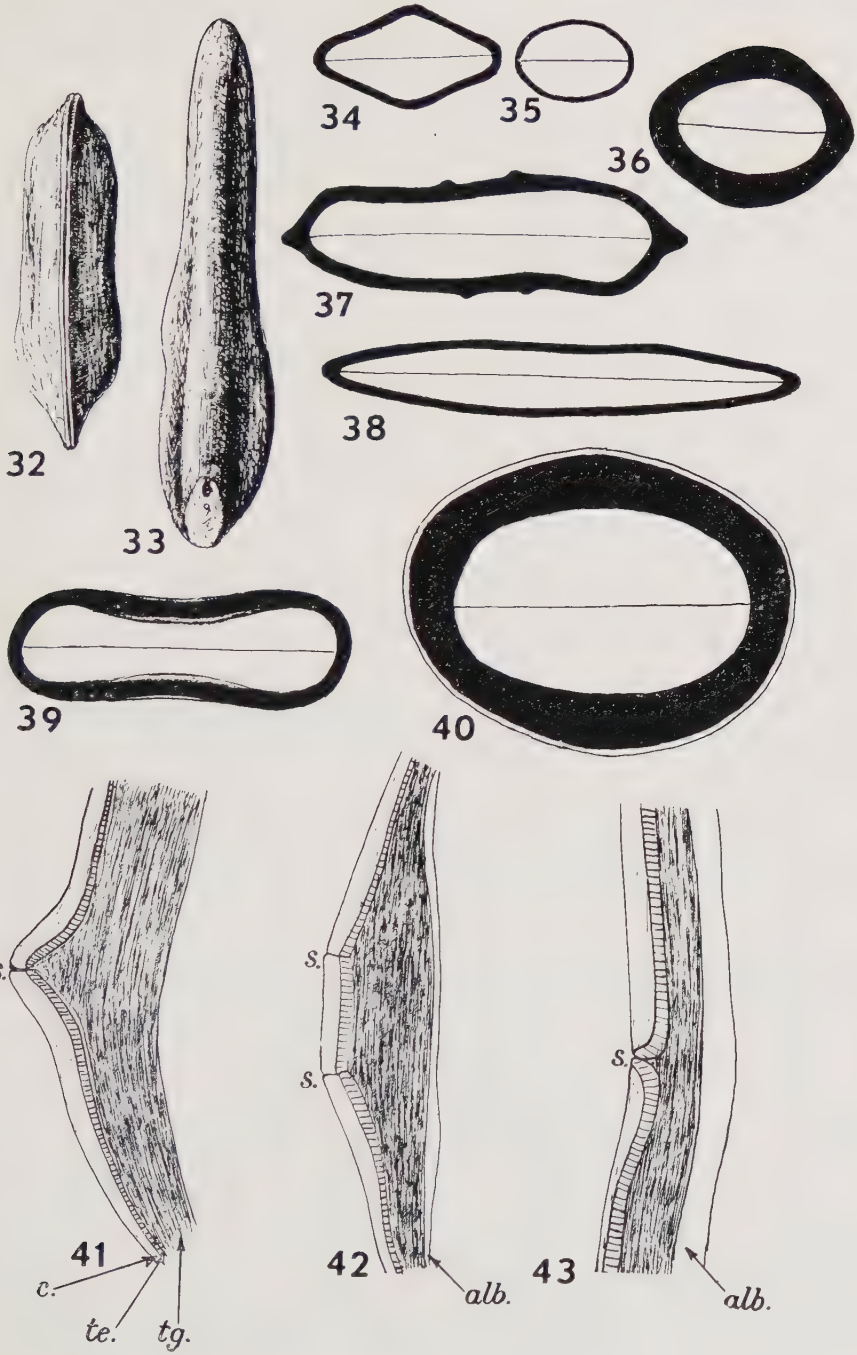
Les espèces du sous-groupe des *Racemosae* sont essentiellement incluses dans la classe 2. On note cependant la présence en classe 1 des *A. graffiana, myrtifolia, brachybotrya* et en classe 3 des *A. rubida, pycnantha* et *cultriformis*.

PARTICULARITÉS MORPHOLOGIQUES, SECTIONS TRANSVERSALES ET TÉGUMENTS

FIG. 32 : *A. vernicosa*, profil vu par le bord anti-raphéal, avec carène sillonnée (× 8). — FIG. 33 : *A. peuce*, profil vu par le bord raphéal (× 8). — FIG. 34 : *A. baileyana*, section transversale (× 8). — FIG. 35 : *A. pulchella*, section transversale (× 8). — FIG. 36 : *A. victoriae*, section trasversale (× 8). — FIG. 37 : *A. craspedocarpa*, section transversale (× 8). — FIG. 38 : *A. caffra*, section transversale (× 8). — FIG. 39 : *A. horrida*, section transversale montrant la présence d'albumen (× 8). — FIG. 40 : *A. nilotica* subsp. *adstringens*, section transversale (× 8). — FIG. 41 : *A. stenophylla*, détail des téguments sur le flanc de la graine (× 32). — FIG. 42 : *A. stronaylophylla*, détail des téguments et de l'albumen sur le flanc de la graine (× 32). — FIG. 43 : *A. horrida*, détail des téguments et de l'albumen sur le flanc de la graine (× 32).

Nota : Les traces d'albumen de la graine d'*A. victoriae*, n'ont pu être représentées, à cette échelle, dans la figure 36. Dans la figure 40 a été faite la distinction entre tegmen (en noir) et testa + cuticule (en blanc). Dans les figures 34 à 39, tegmen et testa ne sont pas dissociés par le dessin.

Légende des abréviations : c. = cuticule; te. = testa; tg. = tegmen; alb. = albumen; s. = sillon de l'écusson.


32
33
34
35
36
37
38
39
40
41
c.
te.
tg.
s.
42
alb.
s.
43
s.
alb.

Les espèces des autres sous-groupes *Uninerves* apparaissent dans ces trois classes.

— Les *Plurinerves* s'intègrent dans les classes 1 et 2.

— *Les Juliflorae* sont dispersés dans les 4 classes.

Les *Pulchellae* font partie de la classe 3.

Les *Botryocephalae* s'incluent essentiellement dans les classes 2 et 3. *A. spectabilis* appartient néanmoins à la classe 4.

Les *Gummiferae* sont présents dans les classes 1 à 3.

— Les espèces *Basibracteatae* se situent dans les classes 2 et 3.

— Les espèces *Summibracteatae* sont présentes uniquement dans la classe 1.

— Les espèces *Medibracteatae* se répartissent dans les 3 classes.

Les *Vulgares* appartiennent aux classes 2, 3 et 4. Les espèces *Gerontogeae Capitulatae* s'incluent dans la classe 4. Les *Spiciflorae* existent dans les 3 classes.

Présence ou absence d'albumen.

Ce paragraphe complète les premiers résultats sur le problème de la présence ou de l'absence d'albumen dans les graines d'Acacias que nous avons exposés dans une précédente note [1968]. Les recherches sont ici élargies aux différentes séries de BENTHAM et portent en outre sur un plus grand nombre d'espèces *Vulgares* et *Gummiferae*.

Aucune trace d'albumen n'a été décelée dans les séries *Pulchellae*, *Botryocephalae* et *Vulgares*.

Des traces d'albumen, plus ou moins importantes, sont par contre possibles chez les *Gummiferae* et *Phyllodineae*.

Dans la série des *Gummiferae*, les espèces albuminées se répartissent dans les trois sous-groupes. En voici la liste accompagnée d'une appréciation de l'épaisseur maximum de l'albumen.

A. pennatula	0,40 mm
A. sphaerocephala	0,30 mm
A. leucophloea	0,25 mm
A. horrida (*fig.* 39, 43)	0,15 mm
A. caven *A. dolichocephala*	0,10 mm
A. kirkii subsp. *kirkii* *A. tortilis* subsp. *heteracantha* *A. lahai* *A. vernicosa*	0,05 mm

A. constricta
A. farnesiana
A. seyal
A. hockii
A. tortilis subsp. *raddiana*
} 0,025 mm

Dans la série des *Phyllodineae*, les traces d'albumen sont beaucoup plus ténues. Elles sont repérables sur quelques rares espèces appartenant aux sous-groupes *Uninerves*, *Calamiformes* et *Plurinerves*.

Voici la liste de ces espèces et une appréciation de l'épaisseur maximum de l'albumen.

A. calamifolia
A. koa
} 0,05 mm

A. strongylophylla (*fig.* 42)
A. victoriae
} 0,025 mm

A. graffiana
A. heterophylla
} traces rares et souvent discontinues, généralement inférieures à 0,025 mm.

Au total nos nouvelles investigations allongent la liste des espèces *Gummiferae* albuminées et apportent un fait nouveau : la présence possible de traces d'albumen chez les Acacias *Phyllodineae*.

INTERPRÉTATION GÉNÉRALE DES RÉSULTATS ET CONCLUSIONS

L'exposé des résultats de nos observations fait ressortir la grande diversité morphologique des graines d'*Acacia*. Ces différentes données constituent donc, en elles-mêmes, une contribution importante à la connaissance de ces graines, sur lesquelles on ne disposait à ce jour que de documents disparates ou incomplets, voire même inexacts ou nuls. Retenons particulièrement un fait nouveau : la présence possible d'albumen chez les Acacias à phyllodes.

Nous entendons exploiter ici les différents documents analysés plus haut pour tenter de réaliser un classement des espèces d'Acacias étudiées. La réalisation de celui-ci est délicate car elle suppose un choix décisif dans la hiérarchie des caractères utilisés. Ainsi nous accordons une place privilégiée aux critères « type de funicule », « épaisseur relative des téguments », et faisons appel

en second lieu aux critères « type de forme », « importance relative du hile et de la trace raphéale », « présence ou absence d'albumen », « importance de l'écusson », « taille et couleur des graines » etc... Les espèces rassemblées dans les subdivisions ci-dessous n'ont pas nécessairement une parenté naturelle étroite. A notre sens, elles se situent à des paliers évolutifs analogues sans pour autant appartenir aux mêmes lignées. La mise en évidence de celles-ci ne peut se fonder que sur l'intégration du maximum de critères différentiels (appareil végétatif jeune et adulte, fruits, palynologie etc.). Elle est donc hors de question ici.

SUBDIVISIONS PROPOSÉES

Dans la clé qui va suivre, l'abréviation Cl. signifie classe. Les autres abréviations ont été précisées plus haut dans le texte.

FUNICULE DE TYPE A.

★ **Cl. Lgm/Etm = 1-2 :**

■ PRÉSENCE FRÉQUENTE D'ALBUMEN :

□ Cl. Lhm/Lrm = 1-2; Lgm comprise entre 5,0 et 8,0 mm; funicules A1a, A1c, A2 :

◇ types de formes I, Ia :

⊕ graines souvent nettement déformées :

◒ écussons parfois fractionnés, toujours ouverts lorsqu'ils sont entiers; albumen peu épais (épaisseur maximum : 0,10 mm) :

● funicule A1a; Lecm/Lgm voisin de 0,70 .. .. *A. caven*

● funicules A1a, c; Lecm/Lgm voisin de 0,85 ..... *A. farnesiana*

◒ écussons non fractionnés; albumen généralement épais (épaisseur maximum 0,30 à 0,40 mm);
funicule A1a :

● Lecm/Lgm voisin de 0,65 .. *A. pennatula*

● Lecm/Lgm voisin de 0,90 .... *A. sphaerocephala*

⊕ graines non déformées ou, parfois, très faiblement; écussons non fractionnés, rarement fermés (*A. tortilis* subsp. *heteracantha*) :

◒ funicules A1a, c, A2 :

● Lecm/Lgm compris entre 0,70 et 0,75; albumen peu épais (épaisseur inférieure ou egale à 0,05 mm);

funicules A1a, A2 .....
A. tortilis subsp. *heteracantha* et subsp. *raddiana*,
A. seyal var. *fistula* et var. *seyal*

● Lecm/Lgm voisin de 0,65; albumen épais (épaisseur maximum : 0,25 mm) ;
funicules A1a, c ..... *A. leucophloea*

◒ funicules A1b; Lecm/Lgm voisin de 0,15; traces discontinues d'albumen .. *A. graffiana*

◇ types de formes IIa, IIb;
graines non déformées ou très faiblement; funicule A2; albumen peu épais (épaisseur inférieure ou égale à 0,05 mm) :

⊕ Lecm/Lgm voisin de 0,65; écusson toujours ouvert ..... *A. hockii*

⊕ Lecm/Lgm voisin de 0,75; écusson parfois fermé ..... *A. kirkii* subsp. *kirkii*

□ Cl. Lhm/Lrm = 3; Lgm voisine de 10 mm;
funicule A1b ..... *A. koa*

■ ABSENCE D'ALBUMEN :

□ Cl. Lhm/Lrm = 1-2 :

◇ Lgm voisine de 3,5 mm; funicule A1b;
Lecm/Lgm de l'ordre de 0,65; type de forme Ia; graine marbrée ..... *A. ulicifolia*

◇ Lgm comprise entre 6,0 et 8,5 mm; funicule A1a, A2; graine non marbrée :

⊕ Lecm/Lgm compris entre 0,70 et 0,80; type de forme I ..... *A. nilotica* subsp. *adstringens*
A. nilotica subsp. *indica*
A. nilotica subsp. *kraussiana*

⊕ Lecm/Lgm de l'ordre de 0.50; type de forme Ia .. .. *A. giraffae*

◇ Lgm comprise entre 8,5 et 11,5 mm;
graine non marbrée :

⊕ type de forme I; Lecm/Lgm voisin de 0,40;
funicule A1b ..... *A. berlandieri*

⊕ type de forme Ib; Lecm/Lgm voisin de 0,50;
funicule A1a ..... *A. donnaiensis*

□ Cl. Lhm/Lrm = 3;
Lecm/Lgm compris entre 0,70 et 0,75; funicule A2 :

◇ Lgm voisine de 7,0 mm; type de forme IIa .... *A. karroo*

◇ Lgm voisine de 9,5 mm; type de forme II .... *A. robusta*

★ **Cl. Lgm/Etm = 3-4 :**

■ PRÉSENCE POSSIBLE D'ALBUMEN (épaisseur inférieure ou égale à 0,05 mm); Lgm comprise entre 4,5 et 5,5 mm; graines marbrées; funicule A1a :

□ Cl. Lhm/Lrm = 2; Lecm/Lgm voisin de 0,15; type de forme IIa ..... *A. constricta*

□ Cl. Lhm /Lrm = 3; Lecm/Lgm voisin de 0,05; type de forme Id ..... *A. vernicosa*

■ ABSENCE D'ALBUMEN; Lgm comprise entre 7,0 et 11,0 mm : graines non marbrées :

Cl. Lhm/Lrm = 1-2 :

◇ Lecm/Lgm voisin de 0,85; type de forme Ia; funicule A1c ..... *A. albida*

◇ Lecm/Lgm voisin de 0,55; type de forme Ic; funicule A1a ..... *A. amentacea*

◇ Lecm/Lgm voisin de 0,40; type de forme II; funicule A1c ..... *A. greggii*

◇ Lecm/Lgm voisin de 0,10; type de forme IVa; funicule A1b ..... *A. peuce*

□ Cl. Lhm/Lrm = 3-4 :

◇ Lecm/Lgm voisin de 0,55; type de forme Ib; funicule A1a ..... *A. bonariensis*

◇ Lecm/Lgm compris entre 0,60 et 0,65; types de formes IIa, IIb :

⊕ funicule A1a ..... *A. coulteri*

⊕ funicule A2 ..... *A. gerrardii* var. *gerrardii*
A. drepanolobium

FUNICULE DE TYPE B.

★ **Cl. Lgm/Etm = 1-2 :**

■ PRÉSENCE POSSIBLE D'ALBUMEN :

□ Cl. Lhm/Lrm = 1-2 :

◇ type de forme Ia :

⊕ funicules B1b; Lecm/Lgm voisin de 0,15; rares traces d'albumen ..... *A. graffiana*

⊕ funicules B1a, B2; Lecm/Lgm voisin de 0,45; albumen peu épais (au maximum 0,10 mm) ..... *A. dolichocephala*

◇ type de forme II; Lecm/Lgm voisin de 0,25; funicule B1a; albumen peu épais (au maximum 0,15 mm) ..... *A. horrida*

□ Cl. Lhm/Lrm = 3-4 :
◇ type de forme IIb; funicules B1 (a) b; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,80; rares traces d'albumen .... *A. heterophylla*
◇ type de forme IIIa; funicule B1a; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,30; albumen peu épais (au maximum 0,05 mm) ..... *A. lahai*

■ ABSENCE D'ALBUMEN :
□ Cl. Lhm/Lrm = 1-2 :
◇ types de formes I, Ia; funicules B1a, B2 :
⊕ Lecm/Lgm compris entre 0,80 et 0,90 .... *A. abyssinica* subsp. *calophylla*
A. sieberana var. *villosa*
A. sieberana var. *woodii*
⊕ Lecm/Lgm voisin de 0,65 ..... *A. hebeclada*
◇ types de formes II, IIa :
⊕ funicule B1a ..... *A. rehmanniana*
⊕ funicule B1b ..... *A. stenophylla*
□ Cl. Lhm/Lrm = 3-4 :
◇ funicules B1a, B2;
Lgm comprise entre 8,0 et 10,0 mm :
⊕ Lecm/Lgm compris entre 0,65 et 0,85 :
◒ type de forme II; funicule B2 .. *A. robusta*
◒ type de forme IIa; funicule B1a .. *A. bidwilli*
⊕ Lecm/Lgm voisin de 0,55; type de forme IV .... *A. macrothyrsa*
◇ funicule B3; Lgm voisine de 5,5 mm .... *A. confusa*

★ **Cl. Lgm/Etm = 3-4 :**
absence d'albumen; Cl. Lhm/Lrm = 4; funicule de type B1a :
■ types de formes II, IIa :
□ Lecm/Lgm compris entre 0,55 et 0,70 .... *A. brevispica* subsp. *brevispica*
A. brevispica subsp. *dregeana*
□ Lecm/Lgm de l'ordre de 0,35 ..... *A. kamerunensis*
■ type de forme IV;
Lecm/Lgm voisin de 0,25 ..... *A. ataxacantha*

FUNICULE DE TYPE C.

★ **Lgm/Etm = 1-2 :**
■ funicule C3; type de forme IIa :
□ Cl. Lhm/Lrm = 1-2 :
◇ Lecm/Lgm voisin de 0,25;
Lgm de l'ordre de 6,0 mm ..... *A. grasbyi*

◇ Lecm/Lgm voisin de 0,65;
Lgm de l'ordre de 7,5 mm ..... *A. stenophylla*

□ Cl. Lhm/Lrm = 5; Lecm/Lgm voisin de 0,15; Lgm de l'ordre de 5,5 mm ..... *A. brachystachya*

■ funicules C1, C2; type de forme III;
Cl. Lhm/Lrm = 3-5 :

□ Lecm/Lgm compris entre 0,25 et 0,40 .....
..... *A. polyacantha* subsp. *polyacantha*
A. polyacantha subsp. *campylacantha*

□ Lecm/Lgm compris entre 0,45 et 0,50 :

◇ funicule C2; Lgm voisine de 11 mm .... *A. galpinii*

◇ funicule C1; Lgm voisine de 7 mm .....
..... *A. luederitzii* var. *retinens*

★ **Lgm Etm = 3-4 :**

■ funicule C3; Lhm/Lrm = 2;
Lecm/Lgm voisin de 0,15; type de forme III .....
..... *A. craspedocarpa*

■ funicules C1, C2; Lhm/Lrm = 3-7 :

□ Lecm/Lgm compris entre 0,15 et 0,40 :

◇ types de formes III, IV;
Lgm comprise entre 6,5 et 9,0 mm .....
..... *A. caffra, catechu, laeta, modesta, senegal*

◇ type de forme V;
Lgm voisine de 13 mm ..... *A. lenticularis*

□ Lecm/Lgm voisin de 0,55;
Lgm voisine de 11,5 mm; type de forme IV. *A. nigrescens*

FUNICULE DE TYPE D.

FUNICULE D1 :

★ **Cl. Lgm Etm = 1-2 :**

■ Lecm/Lgm compris entre 0,15 et 0,35 :

□ Cl. Lhm/Lrm = 3-4 :

◇ type de forme I; Lgm comprise entre 2,5 et 3,5 mm; écusson ouvert ou fermé .....
..... *A. spinescens, A. continua*

◇ type de forme Ia; Lgm comprise entre 3,5 et 4,5 mm; écusson toujours ouvert .....
..... *A. amblygona, A. rotundifolia*

□ Cl. Lhm/Lrm = 5; type de forme Ib;
Lgm voisine de 3,5 mm, écusson ouvert .... *A. acinacea*

■ Lecm/Lgm compris entre 0,45 et 0,65 :

□ Cl. Lhm/Lrm = 3-4;
écusson parfois fermé, sauf chez *A. buxifolia* où il est

toujours ouvert .. *A. decora, conferta, buxifolia, saligna* (espèces classées dans l'ordre des valeurs croissantes du rapport Lecm/Lgm et de Lgm, soit de 0,50 à 0,61 et de 4,4 à 5,1 mm)

□ Cl. Lhm/Lrm = 5-7 ;
écusson parfois fermé ou toujours fermé sauf chez *A. vestita* où il est toujours ouvert :

◇ types de formes Ia, Ib. *A. botrycephala, brachybotrya, vestita, microbotrya, iteaphylla*

◇ type de forme IIa ..... *A. undulifolia, falciformis* (les espèces des deux sous-groupes, de *A. botrycephala* à *A. falciformis*, à l'exception d'*A. iteaphylla, s'intègrent* dans un classement global selon l'ordre croissant du rapport Lecm/Lgm et de Lgm, soit de 0,53 à 0,58 et de 5,1 à 6,4 mm)

■ Lecm/Lgm compris entre 0,65 et 0,80 :

□ Cl. Lhm/Lrm = 4-5 :

◇ graines marron clair; Lgm de l'ordre de 4,0 mm; type de forme Ib ..... *A. myrtifolia*

◇ graines brunes foncées à noires :

⊕ Lgm comprise entre 4,0 et 4,5 mm; type de forme Ia .... *A. dealbata, decurrens, irrorata, mearnsii*

⊕ Lgm comprise entre 4,5 et 6,0 mm; types de formes Ia, Ib .... *A. leucoclada* subsp. *argentifolia, deanei, elata* (espèces classées dans l'ordre croissant des valeurs du rapport Lecm/Lgm et de Lgm, soit de 0,65 à 0,68 et de 4,9 à 5,8 mm)

□ Cl. Lhm/Lrm = 6-7 :
graines noires; Lgm comprise entre 5,5 et 6,5 mm; type de forme Ia ..... *A. linifolia, podalyriaefolia*

★ **Cl. Lgm/Etm = 3-4 :**
Lecm/Lgm compris entre 0,60 et 0,80 :

■ Lgm voisine de 3,0 mm; couleur marron clair à marron foncé;
types de formes Ia, Ib; Cl. Lhm/Lrm = 3-5 .... *A. drummondii, pentadenia, pulchella*

■ Lgm comprise entre 4,5 et 6,5 mm; couleur noire;
types de formes Ib, Ic; Cl. Lhm/Lrm = 4-6 ..... *A. cultriformis, pycnantha, cardiophylla, muellerana, baileyana, polybotrya, spectabilis* (espèces globalement classées dans l'ordre croissant des valeurs du rapport Lecm/Lgm et de Lgm soit de 0,62 à 0,76 et de 4,7 à 6,3 mm)

FUNICULE D2 :

Lhm/Lrm = 4 :

★ **Cl. Lgm/Etm = 1**; type de forme Ib; Lecm/Lgm voisin de 0,55; Lgm voisine de 6,5 mm; albumen peu épais possible (au maximum 0,05 mm); écusson parfois fermé; couleur brune foncée .. .. *A. calamifolia*

★ **Cl. Lgm/Etm = 2**; type de forme Ia; Lecm/Lgm voisin de 0,40; Lgm voisine de 4,5 mm; pas d'albumen; écusson toujours ouvert; couleur noire ..... *A. notabilis*

FUNICULE D3 :

Cl. Lgm/Etm = 2-3; Lgm comprise entre 4,0 et 5,0 mm; graines noires :

★ **Cl. Lhm/Lrm = 4**; Lecm/Lgm voisin de 0,40; type de forme Ia ..... *A. notabilis*

★ **Cl. Lhm/Lrm = 6 :**

■ type de forme IIa; Lecm/Lgm voisin de 0,50; écusson fermé ..... *A. wattsiana*

■ type de forme Ib :

□ Lecm/Lgm voisin de 0,60; écusson fermé .. *A. retinodes*

□ Lecm/Lgm voisin de 0,75; écusson ouvert .. *A. rubida*

FUNICULE D4 :

Cl. Lgm/Etm = 2; Cl. Lhm/Lrm = 8; type de forme Ia; Lecm/Lgm voisin de 0,75; Lgm voisine de 6,5 mm; écusson parfois fermé; couleur marron foncé à noire ..... *A. hispidula*

FUNICULE D5 :

Cl. Lgm/Etm = 2; Cl. Lhm/Lrm = 3; type de forme Ia; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,15; Lgm de l'ordre de 4,0 mm; écusson ouvert ou fermé; couleur marron foncé ..... *A. tetragonophylla*

FUNICULE D6 :

Cl. Lgm/Etm = 1; Cl. Lhm/Lrm = 6; type de forme Ia; couleur marron foncé à noirâtre :

★ **Lecm/Lgm de l'ordre de 0,65**; Lgm de l'ordre de 6,0 mm .... *A. cyclopis*

★ **Lecm/Lgm voisin de 0,75**; Lgm voisine de 4,5 mm .... *A. melanoxylon*

FUNICULE D7 :

Cl. Lgm/Etm = 2; Cl. Lhm/Lrm = 6; type de forme I; Lecm/Lgm voisin de 0,75; Lgm voisine de 3,0 mm; couleur marron foncé .. .. *A. diptera*

FUNICULE D8 :

★ **Cl. Lgm/Etm = 1-2 :**

■ Présence possible d'albumen (épaisseur maximum 0,025 mm).

Cl. Lhm/Lrm = 2-3; Lecm/Lgm compris entre 0,10 et 0,20; Lgm voisine de 4,5 mm :

□ type de forme I; graine marbrée;
funicule D8 a, b, c, d ..... *A. victoriae*

□ type de forme Ia; graine non marbrée;
funicule D8 b (c) ..... *A. strongylophylla*

■ Absence d'albumen :

□ Cl. Lhm/Lrm = 2-3 :

◇ Lecm/Lgm compris entre 0,10 et 0,20 mm;
Lgm comprise entre 4,0 et 5,0 mm :

⊕ type de forme IIa; graine souvent marbrée; écusson parfois fermé;
funicule D8 b, c, d ..... *A. kempeana*

⊕ type de forme Ia; graine non marbrée; écusson toujours ouvert;
funicule D8 b ..... *A. acuminata*

◇ Lecm/Lgm compris entre 0,25 et 0,50;
types de formes Ia, Ib; graine non marbrée; Lgm comprise entre 3,0 et 4,0 mm; écusson ouvert; funicule essentiellement D8 b :

⊕ type de forme Ia ..... *A. glandulicarpa*

⊕ type de forme Ib ..... *A. triptera*

◇ Lecm/Lgm compris entre 0,55 et 0,70;
types de formes Ia, Ib; graine non marbrée :

⊕ Lgm comprise entre 3,0 et 5,0 mm; écusson ouvert;
funicule essentiellement D8 b :

◒ type de forme Ia ..... *A. farinosa, ligulata*

◒ type de forme Ib ..... *A. gracilifolia*

⊕ Lgm voisine de 6,5 mm; écusson fermé;
funicule D8 b, c, d; type de forme Ib .... *A. suaveolens*

□ Cl. Lhm/Lrm = 4-5 (6) ;
Lecm/Lgm compris entre 0,65 et 0,85 :
◇ couleur marron clair; funicule D8 (ab) c;
Lgm voisine de 3,0 mm; type de forme Ib .....
..... *A. urophylla*
◇ couleur marron foncé (à noire chez *A. longifolia*) ;
⊕ funicule D8 a;
Lgm de l'ordre de 4,0 mm; type de forme Ib ....
..... *A. extensa*
◒ type de forme Ia;
Lgm voisine de 4,0 mm ..... *A. armata*
◒ type de forme Ib;
Lgm comprise entre 3,0 et 5,0 mm .....
A. longifolia, stricta, subporosa, verticillata
⊕ funicule D8 bc (d) ;
Lgm comprise entre 5,0 et 5,5 mm; type de forme Ib ..... *A. implexa, oxycedrus*

★ **Cl. Lgm/Etm = 3-4 :**
absence d'albumen;
■ Cl. Lhm/Lrm = 2-3 :
□ Lecm/Lgm voisin de 0,10;
Lgm voisine de 2,5 mm; type de forme Id; funicule D8 b; couleur marron clair ..... *A. coolgardiensis*
□ Lecm/Lgm de l'ordre de 0,25;
Lgm voisine de 4,5 mm; type de forme IIa; funicule D8 a, b; couleur marron clair à marron foncé .....
..... *A. sowdeni*
□ Lecm/Lgm compris entre 0,50 et 0,80;
Lgm comprise entre 4,0 et 5,0 mm; couleur marron foncé à noire; type de funicules D8 b (c) :
◇ type de forme I; Lecm/Lgm voisin de 0,55 .....
..... *A. rossei*
◇ type de forme Ib; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,80 ....
..... *A. elongata*
◇ type de forme Ic; Lecm/Lgm voisin de 0,65 .....
..... *A. doratoxylon*
■ Cl. Lhm/Lrm = 4-5 :
Lecm/Lgm voisin de 0,70;
□ Lgm voisine de 3,0 mm; types de formes Ia, Ib; types de funicules D8 a (b) ; couleur marron clair à marron foncé
..... *A. pentadenia, drummondii*
□ Lgm voisine de 5,5 mm; type de forme IIb; type de funicule D8 b; couleur marron foncé à brune .....
..... *A. dodonaeifolia*

REMARQUES SUR LES SUBDIVISIONS PROPOSÉES

On peut au préalable déduire de ce classement quelques constatations générales.

L'albumen est présent dans près de 50 % des espèces à funicule A et B, très exceptionnel dans le groupe d'espèces à funicule D et absent chez les espèces à funicule C. Sa présence est le plus souvent corrélative d'une épaisseur importante des téguments .

Les types de formes III, IV, V se rencontrent presque exclusivement dans le groupe d'espèces à funicule C.

Les valeurs du rapport Lhm/Lrm s'incluent uniquement dans les classes 1 à 4 pour les espèces à funicules A et B.

Les plus petites graines appartiennent au groupe d'espèces à funicule D.

Nous avons précisé plus haut qu'un tel classement pouvait être significatif du degré d'évolution ou de parenté entre espèces et groupements d'espèces. Des liens peuvent donc apparaître entre taxons de même subdivision (parenté entre espèces à funicule A par exemple) ou entre taxons de subdivisions différentes (parenté d'espèces à funicules A et B par exemple). Ainsi, on peut rechercher à travers les subdivisions proposées les liens entre espèces dont le funicule présente une même orientation préalable (vers le bord raphéal ou vers le bord antiraphéal). De cette manière sont à rapprocher les acacias à funicules A1a, A2, B1a, B2, C1, C2 d'une part et les Acacias à funicules A1b, B1b, B3, C3, D d'autre part. Ces liens sont évidents lorsqu'il s'agit de sous-types de funicules susceptibles de coexister dans une même espèce, comme par exemple C1 et C2 ou D1 et D8. Ils peuvent être également décelés si un certain nombre de caractères séminaux tels que l'épaisseur relative des téguments, la valeur des rapports Lecm/Lgm et Lhm/Lrm, la présence ou l'absence d'albumen, etc., sont déjà communs : c'est ainsi par exemple que des affinités sont probables entre des espèces à funicules A et B préalablement orientés vers le bord antiraphéal (A1a, A2, B1a, B2), albuminées, situées dans les classes 1 et 2 des rapports Lgm/Etm et Lhm/Lrm. Dans le cadre d'un groupe d'espèces à même type fondamental de funicule (A, B., etc.), des rapprochements peuvent s'établir de la même façon entre les subdivisions. Dans quelques cas privilégiés, les affinités entre espèces, dans le cadre de subdivisions fines, sont évidentes du fait d'une bonne corrélation des caractères. Nous citerons, par exemple, le cas de groupes d'espèces à funicule D1 classées en séries selon les valeurs croissantes du rapport Lecm/Lgm et de Lgm. Le calcul rapide du coefficient de corrélation entre les deux variables, selon la méthode de rang (Jeffers, 1960) dont le principe a déjà été

exposé dans un précédent article (Vassal, 1970), donne les résultats suivants pour deux de ces groupes :

— groupe d'espèces *A. botrycephala, brachybotrya, vestita, microbotrya, undulifolia, falciformis* (*A. iteaphylla* exclu) :
C = 0,89;

— groupe d'espèces *A. cultriformis, pycnantha, cardiophylla, muellerana, baileyana, polybotrya, spectabilis* :
C = 0,88.

Dans le premier cas, C doit être respectivement égal à 0,81 et 0,92 pour une sécurité à 95 % et 99 %.
Dans le deuxième cas, C doit être égal à 0,87 pour une sécurité à 99 %.

D'après ces différentes remarques, le classement proposé peut donc apporter de nouvelles indications sur les affinités naturelles entre espèces et groupements d'espèces. Mais il ne peut résoudre à lui seul le difficile problème des affinités entre espèces. Dans certaines subdivisions il semble même qu'il rapproche artificiellement des taxons qui, manifestement, se juxtaposent les uns aux autres. C'est, à notre sens, le cas pour une partie des espèces à funicule D8.

CARACTÉRISATION ET PLACE DES SÉRIES DE BENTHAM DANS LE CLASSEMENT PROPOSÉ

PHYLLODINEAE

Lgm = 2,5-10,1 mm;
types de formes I, Ia, Ib (Ic, Id), IIa (IIb, III, IVa);
couleur marron clair ou foncé à noire;
Lecm/Lgm = 0,09-0,83; écusson parfois fermé;
funicules A1b, B1b, B3, C3, D1 à D8 a b, c, d (+ type B1 a très exceptionnel);
classes Lhm/Lrm = 2-8;
classes Lgm/Etm = 1-4;
albumen rare.

— Parmi les Acacias *Continuae* il faut dissocier l'ensemble *A. continua-triptera*, de l'*A. peuce* car leurs graines diffèrent à de nombreux points de vue (types de formes, dimensions, importance de l'écusson, funicule, épaisseur relative des téguments).

— Chez les Acacias *Pungentes, A. ulicifolia*, à funicule A1 b, se distingue nettement des autres espèces, à funicule de type D. Parmi celles-ci, les *A. oxycedrus* et *verticillata* ont des caractéristiques séminales voisines.

— Parmi les Acacias *Calamiformes, A. calamifolia* est original par son type de funicule A1 b, l'épaisseur relative élevée des téguments, les traces d'albumen ainsi que la taille des graines. Les autres espèces de ce groupe ont quelques points communs qui ne suffisent néanmoins pas à garantir une proche parenté. *A. tetragonophylla* à funicule très particulier (D5) paraît nettement distinct des autres espèces.

— Dans le groupe des Acacias *Uninerves,* il faut nettement mettre à part *A. graffiana,* à funicules A1 b, B1 b, petit écusson, téguments épais et traces d'albumen possibles. Les autres espèces ont des funicules appartenant au type D (divers sous-types). Parmi celles-ci, les *A. strongylophylla* et *victoriae* ont de réelles affinités, de même que les *A. rotundifolia* et *acinacea.* Les espèces *Racemosae* présentent d'autre part une certaine homogénéité, si du moins on exclut *A. graffiana.*

— Dans le groupe des *Plurinerves,* la morphologie des graines est très variée, ce qui semble indiquer une diversification de la série. On peut néanmoins rapprocher deux à deux les *A. melanoxylon* et *cyclopis* d'une part, et les *A. koa* et *heterophylla* d'autre part (cf. Vassal, 1969).

— Dans le groupe des *Juliflorae,* les *A. craspedocarpa, brachystachya* et *grasbyi,* à caractéristiques séminales voisines, se distinguent des autres espèces de cette série dont il est encore difficile de dire si elle forme un ensemble cohérent.

La série des *Phyllodineae* apparaît donc au total comme un groupement très diversifié.

PULCHELLAE

Lgm voisine de 3,0 mm;
types de formes Ia, Ib;
couleur marron clair à marron foncé;
Lecm/Lgm compris entre 0,70 et 0,75;
funicules D1, D8 a (b);
classes Lhm/Lrm = 3-5;
classe Lgm/Elm = 3;
albumen absent.

La série des *Pulchellae* constitue un groupe homogène par ses caractères séminaux.

BOTRYOCEPHALAE

Lgm = 4,1-6,3 mm;
types de formes, Ia, Ib (Ic);
couleur marron foncé à noire;

Lecm/Lgm = 0,53-0,77;
funicule D1;
classes Lhm/Lrm = 4-6 (7);
classes Lgm/Etm = 2-3 (4);
albumen absent.

Cette série rassemble des espèces à caractéristiques séminales homogènes.

GUMMIFERAE

Lgm = 4,9-11,0 mm;
types de formes I, Ia, (Ic, Id), II, IIa, IIb, (III, IIIa, IV);
couleur généralement marron clair à marron foncé et légèrement mate;
Lecm/Lgm = 0,07-0,91; écusson parfois fermé;
funicules A1 a (A1 c), A2, B1 a, B2, (C1);
classes Lhm/Lrm = 1-4;
classes Lgm/Etm = 1-3;
albumen fréquent (50 % des espèces environ).

Parmi les subdivisions créées par Bentham dans ce groupe, seuls les Acacias *Summibracteatae* présentent une certaines homogénéité (Lgm = 7,0-11,0 mm; types de formes I, Ia; fréquentes dissymétries; Lecm/Lgm = 0,50-0,87; funicules A1 a, A1 c, B1 a, B2; classes Lhm/lrm = 1-2; classe Lgm/Etm = 1). Les *Medibracteatae* et *Basibracteatae* n'ont pas d'unité aussi sensible. Au total le groupe des *Gummiferae* paraît très diversifié (types de formes, importance des écussons ...) mais l'existence fréquente d'albumen, dans les divers sous-groupes, alors que les espèces des autres séries de Bentham sont exalbuminées ou très rarement albuminées, les valeurs assez homogènes du rapport Lhm/Lrm (classes 1-4) ainsi que la parenté entre sous-types de funicules A et B (A1 a, B1 a, A2, B2 ...) plaident en faveur d'une certaine cohésion globale dans ce groupe.

VULGARES

Lgm = 6,7-13,1 mm;
types de formes (I), Ib, II, IIa, III, IV (V); nette saillie radiculaire fréquente;
couleur généralement marron clair à marron foncé;
Lecm/Lgm = 0,20-0,67;
funicules A1 a (A1 b, A1 c), B1 a, C1, C2;
classes Lhm/Lrm = 3-7;
classes Lgm/Etm = 2-4;
albumen absent.

Dans cette série il y a lieu de distinguer 3 subdivisions principales :

— *A. berlandieri, donnaiensis, bonariensis, greggii,* à funicules A1 a, A1 b, A1 c et types de forme I, Ib, II;

— *A. brevispica, kamerunensis* à funicule B1 a, graines II, IIa et l'*A. ataxacantha* à funicule B1 a et type de forme IV;

— *A. caffra, catechu, galpinii, laeta, lenticularis, modesta, nigrescens, polyacantha, senegal* à funicules C1, C2 et types de formes III, IV, V. La première subdivision renferme les espèces *Americanae Spiciflorae* et *Capitulatae* ainsi qu'une espèce du groupe *Gerontogeae Spiciflorae (A. donnaiensis).* La seconde subdivision rapproche les espèces *Gerontogeae Capitulatae* d'une espèce du groupe *Gerontogeae Spiciflorae (A. ataxacantha).* La troisième s'identifie aux *Gerontogeae Spiciflorae* (exception faite d'*A. donnaiensis*); par ses caractéristiques, elle constitue un ensemble original et relativement homogène.

Au total ,la série des Vulgares regroupe des espèces à caractères séminaux très différents. Son homogénéité est donc en cause.

Remarque importante. — A peu d'exceptions près, il est possible de caractériser des groupes de séries par la seule orientation du funicule à proximité du hile. Ainsi, le funicule a une orientation préalable antiraphéale chez les *Gummiferae* et *Vulgares,* et raphéale chez les *Pulchellae, Botryocephalae* et *Phyllodineae.*

En ce qui concerne la place des séries de Bentham dans le classement proposé plus haut, on peut faire les constatations générales suivantes :

1. Les séries *Gummiferae* et *Vulgares* s'incluent dans les groupes d'espèces à funicules A, B, C, alors que les séries *Pulchellae* et *Botryocephalae* appartiennent exclusivement au groupe d'espèces à funicule D. La série des *Phyllodineae* s'insère essentiellement parmi les espèces à funicule D mais est également représentée parmi les espèces à funicules A, B et C.

2. L'association des *Phyllodineae* (majorité des espèces), *Pulchellae* et *Botryocephalae* dans le groupe d'espèces à funicule D, est particulièrement étroite. La mise en série d'espèces *Botryocephalae* et *Phyllodineae* (appartenant essentiellement aux *Uninerves Racemosae*) est possible en raison de nettes corrélations entre variables.

En conclusion, il se dégage fondamentalement les faits suivants.

Les Acacias *Phyllodineae* forment un groupe très diversifié mais dans lequel un caractère permanent (orientation préalable du funicule) assure une certaine unité. Il a des affinités avec les deux

autres séries d'Acacias typiquement australiens, les *Pulchellae* et *Botryocephalae*, dont chacune manifeste une nette homogénéité (cf. Vassal 1963). Ces trois séries constituent un ensemble dans lequel une certaine cohérence devra être recherchée par la mise en évidence de liens phylétiques entre espèces.

Les Acacias *Gummiferae*, bien que diversifiés sur quelques points, manifestent cependant une certaine cohésion.

Les Acacias *Vulgares* constituent un groupe hétérogène dans lequel un clivage doit être opéré, essentiellement d'après la morphologie du funicule et le type de forme.

Les rapports éventuels entre Acacias *Gummiferae* et Acacias *Vulgares* ne peuvent être déterminés par la seule étude morphologique des graines.

Les divers documents séminologiques détaillés plus haut, ainsi que les premiers éléments de synthèse que nous avons élaborés serviront de matériaux à la réalisation d'une étude synthétique associant globalement les résultats de nos différents travaux aux principales données actuellement connues sur le genre *Acacia*.

BIBLIOGRAPHIE

Adanson (M.). 1763. Famille des plantes 2 vol. Paris. vol. II, p. 319.

Bentham (G.). 1842. Notes on *Mimoseae*, with a short synopsis of species. *Hooker's London Journal of Botany*, vol. I, pp. 318-392, London.

Bentham (G.). 1864. *Flora australiensis*. vol. II, pp. 301-421, London.

Bentham (G.). 1875. Revision of the suborder *Mimoseae*. *Trans. Linn. Soc. London*, 30, pp. 325-668, plates LXVI-LXX.

Boelcke (O.). 1946. Estudio morfológico de las semillas de Leguminosas Mimosoideas y Caesalpinioideas de interès agronómico en la Argentina. *Darwiniana*, 7, pp. 240-321, 12 pl.

Brenan (J. P. M.). 1959. *Leguminoseae* - subfamily *Mimosoideae* in Flora of Tropical East Africa, 173 p., 23 pl., London.

Buenzia Lazaro (F.). 1966. Semillas y plantulas de Leguminosas pratenses españolas. Instituto Forestal de Investigaciones y experiencias, Madrid, 248 p.

Burkart (A.). 1929. Las leguminosas papilionoideas cultivadas y adventicias en la Republica Argentina. Con un ensaya de clasificación a base de sus semillas. *Rev. Fac. Agr. y Veter.*, Buenos Aires, t. 6, 3, pp. 241-336.

Burkart (A.). 1952. Las Leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. 2e ed. 569 p., 23 pl. h.-t., Acme Agency S.R.L., Buenos Aires.

Cambage (R. H.). 1915/28. *Acacia* seedlings. Part I à XIII. *Journ. Proc. Roy. Soc. New South Wales*, T. XLIX, L., LI, LII, LIII, LIV, LV, LVI, LVII, LVIII, LIX, LX, LXII; pp. 81-121, 143-164, 389-409, 410-434, 144-161, 146-162, 105-123, 130-148, 283-299, 213-229, 230-248, 85-103, 152-167, Sydney.

CAPITAINE (L.). 1912. Contribution à l'étude morphologique des graines de Légumineuses. Thèse Paris 1912, 436 p., 27 pl.

CHALON (J.). 1875. La graine des Légumineuses (1. — Cellules de la carapace. 2. — Albumen). *Soc. des Sciences des Arts et des Lettres du Hainaut,* Mons, III, 10, 66 p., 3 pl.

CORNER (E. J. H.). 1949. The Durian Theory of the origin of modern tree. *Ann. Bot.,* 13, pp. 367-414.

CORNER (E. J. H.). 1951. The Leguminous seed. *Phytomorphology,* I, 2, pp. 117-150.

DUANE ISELY. 1955. Key to seeds of *Caesalpinioideae* and *Mimosoideae* of North Central States. *Proceedings of the Iowa Acad. of Sciences,* vol. 62, pp. 146-149.

DUANE ISELY. 1955. Observations on seeds of the *Leguminosae : Mimosoideae* and *Caesalpinioideae. Proceedings of the Iowa Acad. of Sciences,* vol. 62, pp. 142-145.

EWART (A. J.). 1930. Flora of Victoria. 1 vol. 1257 p., 349 fig., Melbourne.

GAERTNER (J.). 1788-1807. *De fructibus et seminibus plantarum, Leguminosae in vol.* 2, pp. 301-352. *Tubingen.*

HICKEL (R.). 1914. Graines et plantules des arbres et arbustes indigènes communément cultivés en France. 2e partie Angiospermes; Mimosées, pp. 136-139.

JEFFERS (J. N. R.). 1960. Experimental design and analysis in forest research. 1 vol., 172 p., Almquist and Wiksell, Stokholm.

LA RUE (C. D.). 1954. The extraordinary funiculus of *Acacia confusa* MERRIL. *Rhodora,* 56, pp. 229-231.

MAISEL (A.). 1909. Recherches anatomiques et taxinomiques sur le tégument de la graine des Légumineuses. *Bull. Soc. d'Hist. nat. d'Autun,* vol. 22.

MARTIN (C. A.). 1946. The comparative internal morphology of seeds. *The American Midland Naturalist.,* 36, pp. 513-660.

MUELLER (F. von). 1888. Iconography of Australian species of *Acacia* and cognate genera. 13 décades avec planches, Melbourne.

NETOLITZKY (T.). 1926. Anatomie der Angiospermensamen. *in* K. LINSBAUER, Handbuch der Pflanzenanatomie, Band IV, 364 p., Berlin.

NGUYEN THANH GIUNG. 1923. Contribution à l'étude anatomique des téguments séminaux des Légumineuses exotiques. Thèse Marseille.

PAMMEL (L. H.). 1899. Anatomical characters of the seeds of *Leguminosae,* chiefly genera of Gray's manual. *Trans. Acad. Sciences St Louis,* 9, pp. 91-263.

PFEIFFER (A.). 1891. Die Arillargebilde der Pflanzensamen. *Bot. Jahrb. für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie,* 13, 1891, pp. 492-540.

PITOT (A.). 1930. Observations sur le tégument de la graine des Légumineuses. *Bull. Soc. bot. France,* 77, pp. 289-294 et pp. 354-358.

PITOT (A.). 1935. Le développement du tégument des graines de Légumineuses. *Bull. Soc. bot. France,* 82, pp. 307-308 et pp. 311-314.

PITOT (A.). 1936. Isolement et chute de la graine à mâturité chez les Légumineuses. 1 vol. 237 p., 170 fig., Montpellier.

PLANCHON (J. E.). 1845. Développements et caractères des vrais et des faux arilles. *Ann. Sciences nat., Bot.,* III, 3, pp. 275-312.

RITTER (G.). 1909. Die Systematische Verwerbarkeit der anatomischen Baues von Früchten von Samen. *Bot. Centralblatt, Beihefte,* Abt. 2, 26, pp. 132-156.

SCHLEIDEN (M. J.) & VOGEL (J.). 1838. Ueber das Albumen der Leguminosen.

VASSAL (J.). 1963. Intérêt taxonomique de la morphologie des graines dans le genre *Acacia*. *Bull. Soc. His. nat. Toulouse*, 98, pp. 341-371.

VASSAL (J.). 1967. La plantule d'*Acacia albida* DEL. [= *Faidherbia albida* (DEL.) A. CHEV.]. *Bull. Soc. His. nat. Toulouse*, 103, 3/4, pp. 583-589.

VASSAL (J.). 1968. Graines albuminées chez les Acacias. *Bull. Soc. His. nat. Toulouse*, 104, 1/2, pp. 317-322.

VASSAL (J.). 1969. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias africains. *Bull. Soc. His. nat. Toulouse*, 105, 1/2, pp. 55-111, 68 fig., XVI pl. h.-t.

VASSAL (J.). 1969. A propos des Acacias *heterophylla* et *koa*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 105, 3/4, pp. 443-447.

VASSAL (J.). 1970/71. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias insulaires des Océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, Iles Maurice et Hawaii. I. — Les Acacias à phyllodes ou *Phyllodineae*. *Bull.. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 106, 1/2, pp. 191-276, 73 fig., VI pl. h.-t.; II. — Les Acacias bipennés : *Pulchellae, Botryocephalae, Gummiferae*. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse*, 107, 1/2, pp. 247-278, 15 fig., II pl. h.-t.

VASSAL (J.). 1971. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias américains et asiatiques. *Bull. Soc. His. Toulouse*, 107, 1/2, pp. 157-190, 20 fig., I pl. h.-t.

VASSAL (J.). 1971. La plantule d'*Acacia dolichocephala* HARMS. *Travaux. Lab. For. Toulouse*, T. I, vol. VIII, article XIII.

(*Laboratoire de Botanique et Biogéographie, Université Paul-Sabatier, Toulouse*)

(*Trav. du Labo. forestier de Toulouse*, t. I, vol. VIII, art. XVI, 1971.)

APPORT DES RECHERCHES ONTOGÉNIQUES ET SÉMINOLOGIQUES A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE, TAXONOMIQUE ET PHYLOGÉNIQUE DU GENRE ACACIA[1]

par J. Vassal.

Résumé.

Cet article fait une synthèse des connaissances actuelles sur le genre *Acacia*; il rassemble des données traditionnelles ainsi que des résultats récemment acquis par l'auteur à la suite d'une étude ontogénique et séminologique de 127 espèces.

Dans la première partie est fait le bilan des principales recherches personnelles sur les graines et les formes de jeunesse des Acacias.

Dans la deuxième partie, l'auteur propose un classement nouveau et « naturel » des *Acacieae* basé sur des caractères phylétiques. Le genre monotypique *Faidherbia* A. Chev. est réhabilité et le grand genre *Acacia* subdivisé en trois sous-genres :

Aculeiferum (= série *Vulgares* Benth.),
Acacia (= série *Gummiferae* Benth., *A. albida* exclu),
Heterophyllum (= séries *Pulchellae, Botryocephalae, Phyllodineae* Benth.).

Les trois nouveaux sous-genres d'Acacias sont subdivisés en sections, sous-sections et parfois en séries. Le classement de Bentham est ainsi réévalué (séries élevées au rang de sous-genres) ou simplifié (groupement de tous les Acacias australiens dans le sous-genre *Heterophyllum*, par exemple). Cette conception met en défaut les autres systèmes de classification fondamentalement basés sur les types d'inflorescences. La clé des espèces d'*Acacia* proposée intègre le plus grand nombre possible de caractères. Les diverses subdivisions sont d'autre part étayées, dans les limites des connaissances actuelles, grâce à un certain nombre de données cytologiques, biochimiques ou palynologiques.

Dans la troisième partie, l'auteur se base notamment sur les lois régissant les rapports entre ontogénie et phylogénie ainsi que sur la chorologie des groupes pour proposer une hypothèse sur la phylogénie des deux genres *Faidherbia* et *Acacia*, sur l'ancienneté relative et sur la différenciation des divers groupes d'*Acacia*. De façon générale, il est constaté que, dans chaque taxon, coexistent des caractères évolués et primitifs, preuve de l'asynchronie évolutive des caractères.

Le genre *Faidherbia*, différencié en Afrique, pourrait dériver d'une souche commune aux *Ingeae* et aux *Acacieae*.

Le genre *Acacia* paraît être d'origine américaine. Son évolution depuis la fin du secondaire semble avoir été influencée par de lentes fluctuations climatiques (déplacements de l'équateur) ainsi que par des connexions ou dislocations continentales. Il se serait différencié à partir d'une souche primaire centrée essentiellement sur une zone correspondant approximativement à l'Amérique centrale actuelle. La différenciation des sous-genres *Aculeiferum*

1. Cet article constitue le chapitre final d'une Thèse de Doctorat d'État. Voir en bibliographie la liste des articles précédents.

et *Acacia* ainsi que du groupe *Filicinae* se serait faite dans ce même secteur; celle du sous-genre *Heterophyllum*, groupe issu de la même souche primaire, aurait été centrée sur le continent australien. La section *Aculeiferum* et le sous-genre *Acacia* auraient largement essaimé dans le monde à la faveur de liens continentaux anciens. Après la disjonction des continents, les taxons auraient évolué séparément. Ainsi se seraient différenciés le groupe des *Filicinae* en Amérique, la section *Aculeiferum* dans un secteur essentiellement indo-africain, et les sections *Uninervea, Pulchelloidea* en Australie méridionale.

Dans une conclusion générale, l'auteur met en relief les principaux résultats de son travail et insiste particulièrement sur le dynamisme évolutif des Acacias et sur la nécessité de recherches pluridisciplinaires pour parfaire la connaissance de ce genre.

Summary.

This paper is a synthesis of the present knowledge on the genus *Acacia*; it gathers traditional data and most recent results obtained by the author from his ontogenical and seminological study of 127 species.

In the first part are given the main results of his own researches on seeds and seedlings of Acacias.

In the second part, the author proposes a new natural classification of *Acacieae* based on phyletic characters. The monotypic genus *Faidherbia* is risen up, and the large genus *Acacia* subdivided into 3 subgenera :
— *Aculeiferum* (= serie *Vulgares* Benth.),
— *Acacia* (= serie *Gummiferae* Benth., *A. albida* excepted),
— *Heterophyllum* (= series *Pulchellae, Botryocephalae, Phyllodineae* Benth.).
The 3 new subgenera of the genus *Acacia* are subdivided into sections, subsections and sometimes series. Bentham's classification is therefore reestimated (series raised to the subgenus rank) or simplified (for instance, grouping of all the australian Acacias in the subgenus *Heterophyllum*). This conception denies other systems of classification chiefly founded on inflorescence types. The proposed key of *Acacia* species incorporates the most possible number of characters. Besides, these various subdivisions are supported, in the limits of the present knowledge, by some cytological, biochemical and palynological data.

In the third part, relying mainly on the evolutive laws ruling the connections between ontogeny and phylogeny and on the chorology of groups, the author proposes an hypothesis on the phylogeny of the 2 genera *Faidherbia, Acacia,* and on the relative ancientry and differentiation of the various *Acacia* groups. It is generally ascertained that, in every taxon, coexist evoluate and primitive characters indicating the evolutive asynchronism of characters.
The genus *Faidherbia,* differentiated in Africa, would have originated in the same ancestors as *Ingeae* and *Acacieae.*
The genus *Acacia* seems to be of american origin. Its evolution, since the mesozoic end, appears to have been determined by low climatic fluctuations (equatorial shift) and by continental connections or dislocations. It would have originated in ancestors mainly centered on a zone approximatively located in the present central America. The *Aculeiferum* and *Acacia* subgenera as well as the *Filicinae* group would have been also differentiated in the same area. The subgenus *Heterophyllum* would have originated in a zone centered on the australian continent. The section *Aculeiferum* and the subgenus *Acacia* would have extensively scattered through the world by ancient continental drifts. After continental disjonctions, taxons would have evoluated separately. Therefore, the *Filicinae* group would have been differentiated in America, the *Aculeiferum* section mainly in the indo-african area and the *Uninervea, Pulchelloidea* sections in southern Australia.

In a general conclusion, the author points out the main results of his work and insists particularly on the evolutive dynamism of Acacias and on the necessity of pluridisciplinary researches to perfect the knowledge of this genus.

Nous entendons, dans cette publication, faire le point des connaissances nouvellement acquises sur le genre *Acacia* à la suite des différents articles que nous avons consacrés à l'étude de 127 espèces[2] (Vassal 1967, 1969, 1970, 1971 a, b, c, d) et rechercher comment ces différents documents peuvent être exploités dans les domaines taxonomique et phylogénique.

Nous dressons en premier lieu un bilan global de notre contribution à la connaissance des graines et plantules d'Acacias en précisant les caractéristiques ontogéniques et séminologiques du genre, ainsi que l'intérêt des recherches morphogénétiques pour l'interprétation de certains organes de l'appareil végétatif adulte.

Dans une deuxième partie, nous exposons nos conceptions taxonomique et phylogénique fondées sur une synthèse des données nouvelles et classiques sur le genre *Acacia*.

I

BILAN GLOBAL DES CONNAISSANCES SUR L'ONTOGÉNIE ET LA SÉMINOLOGIE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

Nous résumerons et commenterons brièvement nos précédentes recherches dans le domaine strictement morphologique tout en rappelant éventuellement l'interprétation que nous donnons à certains organes végétatifs adultes. Nous insisterons plus particulièrement sur l'ontogénie qui n'a donné lieu, jusqu'ici, qu'à des synthèses partielles.

A. ONTOGÉNIE.

1. GERMINATION.

La germination est dans la très grande majorité des cas de type *phanérocotylaire*. Les cotylédons s'épanouissent au-dessus du sol, et l'hypocotyle est bien développé. Toutefois *A. greggii* a une

2. La liste des espèces étudiées est indiquée dans les divers articles précédemment publiés. Elle est donnée en totalité dans la publication sur les graines d'*Acacia* [1971 c].

germination de type *cryptocotylaire* : les cotylédons ne se dégagent pas du testa et l'hypocotyle est très court à subnul. Notons que les *A. berlandieri* et *lenticularis* ont une germination *phanérocotylaire* un peu particulière car les cotylédons s'épanouissent au niveau du sol en raison du faible développement de l'hypocotyle.

2. COLLET.

Le collet est le plus souvent marqué par une crête annulaire parfois très saillante, dans certains cas par un rétrécissement très sensible. Il n'est pas saillant, ou de façon très fugace, chez quelques Acacias *Vulgares*.

3. HYPOCOTYLE.

L'hypocotyle est développé dans la majorité des espèces (germination phanérocotylaire). *A. greggii* a un hypocotyle très court à subnul (# 0 - 0,2 mm). Le plus long hypocotyle a été mesuré chez *A. sphaerocephala* (52 mm).

La couleur de l'hypocotyle peut être rose violacé chez les Acacias *Pulchellae, Botryocephalae* et *Phyllodineae,* au moins sur la jeune plantule.

4. COTYLEDONS.

Les cotylédons sont très généralement opposés et engainants. La limite hypocotyle - épicotyle est ainsi marquée par un léger relief. Parfois l'épicotyle peut être aussi renflé ou au moins aussi épais que l'hypocotyle. Dans ce cas, cette limite est marquée par un fin sillon ou une très légère saillie reliant les cicatrices cotylédonaires (Acacias *Pulchellae* et quelques Acacias *Phyllodineae* à 3 premières feuilles opposées pennées).

Les cotylédons des Acacias *Pulchellae, Botryocephalae* et *Phyllodineae* sont fréquemment roses à violacés, au moins à la face inférieure du limbe.

Dans les différents groupes, les longueurs (Lc2m) et largeurs moyennes (lcm) extrêmes du limbe cotylédonaire sont les suivantes :

	Lc2m^{mm}	lcm^{mm}
Pulchellae	3,4- 3,9	1,7- 1,8
Botryocephalae	5,5- 8,7	2,1- 4,6
Phyllodineae	3,0-14,9	1,1- 8,3
Gummiferae	6,7-16,6	3,3-11,7
Vulgares	7,7-17,6	4,1-19,5

Le limbe cotylédonaire le plus court et le plus étroit a été observé chez *A. coolgardiensis* (dimensions moyennes : 3,0 mm × 1,1 mm). Le limbe cotylédonaire le plus long et le plus large a été noté chez *A. lenticularis* (dimensions moyennes : 17,6 mm × 19,5 mm).

La base du limbe est généralement auriculée sauf chez quelques Acacias *Phyllodineae* et les 3 espèces *Pulchellae* étudiées. Le limbe de certains Acacias *Botryocephalae* peut être partiellement auriculé ou non auriculé.

Les cotylédons de la plupart des Acacias *Vulgares* et de la totalité des *Gummiferae* sont pétiolés. Les cotylédons des Acacias *Pulchellae* et *Botryocephalae* sont sessiles. Le pétiole cotylédonaire est nul ou subnul dans beaucoup d'espèces *Phyllodineae;* un certain nombre d'espèces de ce groupe ont cependant un pétiole qui ne dépasse pas la longueur des auricules.

Les proportions générales du limbe cotylédonaire (rapport Lc2m/lcm) varient de 0,9 à 2,1.

La nervation cotylédonaire est de type flabellé lorsque le cotylédon est pétiolé et passe progressivement au type parallèle quand le pétiole est de plus en plus court et à la limite nul.

Les cotylédons s'épanouissent d'autant mieux que leur pétiole est plus développé. Ils peuvent être éphémères ou persister, dans certaines espèces *Vulgares, Gummiferae* et *Phyllodineae,* au-delà du stade 15e feuille.

5. EPICOTYLE.

L'épicotyle est le plus souvent court chez les Acacias *Pulchellae, Botryocephalae* et *Phyllodineae* (2 mm au maximum) ; il est plus long chez les *Gummiferae* et *Vulgares* (jusqu'à 25 mm).

6. STIPULES.

Chez les Acacias *Gummiferae* et quelques rares espèces *Phyllodineae,* les stipules sont uninervées et deviennent progressivement spinescentes au niveau des feuilles successives. La spinescence s'acquiert après augmentation de la taille de la stipule et disparition progressive du limbe. Une légère tendance à la spinescence stipulaire peut être décelée chez les espèces *Pulchellae* observées et quelques autres espèces *Phyllodineae.* La spinescence stipulaire s'installe le plus souvent avant le stade 10e feuille. Elle peut s'affirmer déjà dès les premiers stades foliaires. Une exceptionnelle précocité de la spinescence stipulaire chez *A. giraffae* est favorisée par la présence de stipules dès le stade cotylédonaire (voir *fig.* 36 *in* Acacias africains). Cette interprétation à laquelle nous sommes parvenu est en accord avec les déductions de P. J. Robbertse

(communication personnelle). Lorsqu'elles ne sont pas spinescentes, les stipules ont une nervation très variable. Au cours de l'ontogénie, elles peuvent, soit demeurer uninervées ou plurinervées, soit passer par un stade plurinervé pour s'y stabiliser ou revenir au stade uninervé. Leur taille peut être substable à légèrement croissante, décroissante, ou croissante puis décroissante.

Nota. — Rappelons que l'étude de la plantule d'*A. coulteri* nous a permis d'affirmer que les stipules de cette espèce sont spinescentes aux premiers stades de son ontogénie et de classer celle-ci parmi les *Gummiferae*.

7. AIGUILLONS.

Les aiguillons, excroissances d'origine épidermique, n'apparaissent que chez les Acacias *Vulgares*. Selon leur position, 3 types ont été définis :

— des aiguillons épars, apparaissant dans les entre-nœuds et sur rachis et pétioles;

— 2 aiguillons infrastipulaires;

— 1 aiguillon infrapétiolaire.

La présence d'aiguillons épars a été décelée dans la plupart des espèces *Diacanthae* et *Triacanthae*, mais presque uniquement chez le jeune (très rarement sur les feuilles de l'adulte). D'autre part, l'existence d'un aiguillon infrapétiolaire a été mise en évidence dans certaines espèces *Diacanthae*, au moins chez le jeune. Ces deux faits nouveaux établissent les liens entre *Vulgares Diacanthae-Triacanthae* et *Vulgares* à aiguillons épars ainsi qu'entre les *Diacanthae* et *Triacanthae*.

Un fait est encore à souligner : les aiguillons épars n'apparaissent pas sur les premiers entre-nœuds ni sur les feuilles primordiales.

8. PHYLLOTAXIE DES PREMIERES FEUILLES.

Les 2 premières feuilles sont insérées dans un même plan, perpendiculaire au plan d'insertion des cotylédons. Elles sont opposées, subopposées ou alternes. Les feuilles suivantes se situent sur deux hélices foliaires dextrorses ou sinistrorses, chaque hélice ayant son point de départ réel au niveau de l'un des cotylédons. Cette disposition est modifiée dès l'apparition du phylloclade chez *A. diptera* : les phyllodes se disposent alors dans un même plan. Rappelons d'autre part que l'apparition du phyllode, dans quelques espèces *(A. verticillata, oxycedrus, rossei, ulicifolia, conferta)* est corrélative d'une augmentation subite du nombre d'hélices foliaires.

9. MORPHOLOGIE FOLIAIRE.

L'accession au type foliaire adulte, quel qu'il soit, se fait toujours par l'intermédiaire de feuilles composées (pennées, bipennées).

Les successions ontogéniques foliaires suivantes ont été observées :

F. pennée → F. bipennée *(Pulchellae, Botryocephalae, Gummiferae* sauf *A. albida, Vulgares pro parte).*

F. bipennée → F. bipennée *(Vulgares pro parte, A. albida).*

F. pennée → F. bipennée → Phyllode articulé (*Phyllodineae* sauf les *A. diptera, triptera, continua, spinescens, peuce, grasbyi, confusa*[3]).

F. pennée → F. bipennée → Phyllode articulé → Phyllode non articulé (*A. triptera, diptera, continua*).

F. pennée → F. bipennée → Ecaille (*A. spinescens, A. pulchella*[4]).

F. pennée → Phyllode articulé (*A. confusa, grasbyi, peuce*).

L'étude des feuilles primordiales s'est révélée particulièrement intéressante. La première feuille est pennée dans la majorité des espèces. Le nombre de paires de folioles de cette feuille varie considérablement. Voici ce nombre pour les divers groupes étudiés :

Pulchellae : 2 p.f.
Botryocephalae : 3-6 (7) p.f.
Phyllodineae : (1) 2-7 (8) p.f.
Vulgares : 3-12 p.f.
Gummiferae : (2) 4-14 (18) p.f.

Pour classer les espèces d'après la morphologie de leurs premières feuilles, nous avons créé des « modes de succession foliaire » basés sur le nombre de feuilles primordiales pennées. Voici leurs définitions :

Mode 1A : plus de 2 feuilles pennées (partie des *Gummiferae*)[5].

---

3. Dans de très rares cas, une feuille bipennée apparaît dans l'ontogénie foliaire d'*A. confusa.*
4. Pour *A. pulchella* cette succession est valable sur les rameaux épineux seulement.
5. Dans de rares cas, les espèces du groupe *Pulchellae, A. pulchella* et *A. pentadenia,* peuvent avoir respectivement les modes de succession foliaire 1A et 2.

Mode 1B : 2 feuilles pennées (*Pulchellae*[5], et partie des *Gummiferae, Vulgares, Botryocephalae, Phyllodineae*).

Mode 2 : 1 feuille pennée (partie des *Gummiferae,* des *Vulgares* ainsi que des *Botryocephalae* et *Phyllodineae*).

Mode 3 : pas de feuille pennée (partie des *Vulgares* et *A. albida*).

La mise en évidence de modes mixtes (1A-1B, 1B-2), surtout fréquents chez les *Gummiferae,* rend manifeste l'enchaînement des modes 1A, 1B, 2 (voir article sur *A. caven,* Vassal, 1967). Le mode 3 apparaît plus isolé car le mode mixte 2-3 est rare. Rappelons que *A. greggii,* par l'avortement des feuilles primordiales, occupe une place à part parmi les Acacias étudiés.

L'étude des types foliaires mixtes (mi-pennés, mi-bipennés ou mi-bipennés, mi-phyllodinisés) apparus au cours de l'ontogénie, ainsi que des feuilles incomplètement développées ou plus ou moins avortées, nous a permis de mettre en évidence les faits suivants :

La paire unique de pennes de la première feuille à structure bipennée est l'homologue de la paire proximale de folioles de premier ordre de la feuille pennée précédente dont le limbe s'est subdivisé en folioles de 2e ordre.

Le phyllode provient exclusivement de la transformation du pétiole. Si l'on adopte la terminologie de Bower [1884], il se différencie aux dépens du mésopodium de la feuille. Il s'agit donc d'un mésophyllode, au sens que donne Bugnon [1926] à ce terme.

Nous avons décrit le passage du phyllode articulé au phyllode non articulé au cours de l'ontogénie des *A. diptera, continua, triptera.* Le phyllode non articulé se prolonge sur la tige qui prend ainsi un aspect ailé caractéristique. Pour rendre compte de l'alation de cette tige, nous avons parlé de phyllocladisation, ce qui suppose que la tige elle-même s'aplatit et que les phyllodes décurrents non articulés se mettent en continuité avec les ailes caulinaires. Si l'on reprend la terminologie de Bower et Bugnon, l'hypopodium (c'est-à-dire la fraction inférieure de la feuille) est ailé chez les *A. diptera, continua* et *tripiera* : ces espèces ont donc des hypo-méso-phyllodes. Cusset [1969] remarque que chez les *A. diptera* et *triptera* les hypopodiums ailés sont uniquement responsables de l'alation de la tige. A son sens, celle-ci n'est donc pas un véritable cladode. En ce qui concerne *A. extensa,* nous avons observé que l'alation de la tige peut apparaître parallèlement à la formation du phyllode qui, demeurant articulé sur la tige, semble bien uniquement dérivé du mesopodium (*fig.* 63a,

in Acacias insulaires, I). L'indépendance entre phyllode et tige ailée existe donc ici. Chez *A. diptera,* à feuilles distiques, la nervure médiane du limbe phyllodial s'insère directement sur la tige au niveau des stipules; ceci apparaît clairement dans des coupes histologiques. Elle ne longe pas le cylindre central de la tige comme chez les *Daviesia,* pris comme exemples par Cusset. La nervation de l'aile caulinaire prend donc naissance directement dans le cylindre central et non dans un prolongement de la nervure principale du phyllode parallèle au cylindre central. Le limbe de la tige a donc au moins partiellement une valeur caulinaire. Chez les *A. continua* et *triptera,* une étude anatomique serait encore nécessaire pour préciser l'origine de l'alation de la tige.

Une légère tendance à la phyllodinisation a été décelée chez les *Pulchellae* et *Botryocephalae* où la gouttière pétiolaire adaxiale s'estompe au cours de l'ontogénie pour laisser place à une légère saillie longitudinale. Cette tendance est particulièrement prononcée chez *A. muellerana.*

Dans les différents groupes, la longueur du pétiole, phyllodinisé ou non, est sujette à variations au cours de l'ontogénie (augmentation, diminution) ou peut être substable.

L'apparition des écailles chez *A. spinescens* (cf. 67a, b, c, *in* Acacias insulaires, I) semble bloquer le processus ontogénique normal de la phyllodinisation, du moins sur les individus que nous avons observés en culture : le pétiole tend à s'aplatir verticalement mais la phyllodinisation ne dépasse pas ce stade. Nous n'avons observé qu'un échantillon d'herbier de cette espèce manifestement dépourvu de phyllodes et à rameaux épineux couverts d'écailles. Or, Black [1922/1929] et Ewart [1930] indiquent que des phyllodes peuvent être mélangés aux écailles et à des feuilles pennées. Cette indication, identique dans les deux Flores rédigées par ces auteurs, doit être vraisemblablement imputée à Black. Nous ne pouvons trancher à ce sujet. Il n'apparaît pas impossible a priori que des phyllodes puissent être mélangés aux écailles puisque les feuilles bipennées manifestent un léger début de phyllodinisation. Notons néanmoins que Bentham n'a pas observé de phyllodes dans cette espèce. Il la classe en effet parmi les *Aphyllae.* Mais si nous admettons volontiers que le stade « feuille bipennée » puisse persister jusqu'à l'adulte (feuilles mixtes), il nous est par contre impossible d'admettre le maintien du type foliaire penné comme le soutient Black.
L'écaille d'*A. spinescens* nous paraît être le résultat de la coalescence des stipules avec l'axe avorté d'une feuille. Des travaux

anatomiques que nous envisageons d'entreprendre apporteront d'utiles compléments à cette interprétation.
Les organes écailleux d'*A. pulchella* nous paraissent avoir une origine un peu différente (stipules et feuille réduite à la languette terminale associées, ou feuille réduite seule). Ici, également, des recherches anatomiques seront intéressantes.

Les folioles sont dissymétriques à la base; elles présentent une nervure primaire principale, des nervures secondaires en disposition pennée et 1-3 nervures courtes, accessoires, divergeant à partir de la base du limbe. Ces différents types de nervures peuvent être saillants à la face inférieure de la foliole. La densité de la nervation est particulièrement faible chez *A. giraffae*. Leur forme est le plus souvent elliptique à oblongue. Leur taille peut varier de quelques millimètres à plusieurs centimètres.

Les glandes sont très fréquentes sur les feuilles des Acacias dès la plantule. Elles se situent sur le pétiole et sur les rachis primaire ou secondaire.

La glande pétiolaire des feuilles pennées primordiales est fréquente en position distale chez les *Gummiferae*, quelques *Botryocephalae* et *Vulgares*; elle peut apparaître d'emblée vers le milieu du pétiole ou dans la moitié supérieure chez quelques Acacias *Phyllodineae* et *Botryocephalae*.

La glande pétiolaire des feuilles bipennées a une position stable ou variable au cours de l'ontogénie. Plus elle se manifeste tard, moins sa position est susceptible de varier. Elle peut apparaître en position distale et y demeurer jusqu'à l'adulte (cas de nombreuses *Gummiferae*) ou se situer d'emblée dans la moitié supérieure du pétiole, plus rarement dans la moitié inférieure et y persister (cas de quelques *Vulgares, Gummiferae, Botryocephalae* et *Phyllodineae*). Lorsque sa position varie au cours de l'ontogénie deux cas sont possibles :

la glande tend à se rapprocher de la base du pétiole (ou du phyllode), chez de nombreuses espèces *Phyllodineae* et quelques *Gummiferae* et *Vulgares;*

la glande tend à devenir distale chez quelques *Botryocephalae* et *Pulchellae*.

Parfois il existe deux glandes pétiolaires dont l'une est proximale et l'autre distale ou du moins dans la moitié supérieure du pétiole ou du phyllode (*A. berlandieri, donnaiensis, greggii* et quelques *Phyllodineae*).

La glande distale du rachis primaire des feuilles bipennées apparaît souvent en même temps que la glande pétiolaire. Elle peut

être accompagnée de glandes supplémentaires au niveau des autres pennes comprises entre les paires distale et proximale. Chez les *Gummiferae* et *Vulgares* ces glandes sont isolées à l'insertion des paires de pennes. Chez les *Botryocephalae,* quelques *Phyllodineae (A. koa, rubida)* et *Pulchellae (A. pentadenia),* elles peuvent être situées dans les interpennes. Dans ce cas, elles sont parfois associées par 2.

Les glandes ont très souvent un aspect verruqueux ou nidiforme. Elles sont plus rarement aplaties ou en soucoupe (chez quelques *Botryocephalae, Gummiferae* et *Vulgares.*

Les glandes ont très souvent un aspect verruqueux ou nidiforme. Elles sont plus rarement aplaties ou en soucoupe (chez quelques *Gummiferae, Phyllodineae...*), urcéolées (chez quelques *Botryocephalae*), pédonculées (chez *A. pulchella* et quelques *Gummiferae*), cylindriques (chez *A. ataxacantha*), ou en cratère (chez *A. sphaerocephala*).

Les dimensions des glandes sont très variables (0,1 à 6 mm de long).

Les pennes des feuilles bipennées, principalement chez quelques Acacias *Gummiferae,* sont parfois munies de stipelles. Nous admettons, comme Stratton [1947], que ces stipelles représentent des vestiges de folioles latérales en voie de disparition. Rappelons en effet que nous avons observé chez *A. hockii* des folioles remplaçant des stipelles.

Des corps de Belt ont été observés sur les folioles du jeune *A. sphaerocephala.* Certaines modifications de l'extrémité des folioles proximales chez les *A. macrothyrsa, leucophloea, pennatula* et *vernicosa* présentent une curieuse analogie avec ces corps de Belt.

10. PILOSITE.

Des poils glanduleux multicellulaires globuleux ou linéaires sont présents, à de rares exceptions près, principalement aux aisselles des feuilles, pennes, folioles et cotylédons. Ils peuvent être également épars, en densité variable, sur les entrenœuds, pétioles, rachis et sur les phyllodes. Lorsqu'ils sont très nombreux, les surfaces sont alors visqueuses, pruineuses ou d'aspect résineux, notamment chez quelques espèces *Phyllodineae.* La présence quasi générale des poils glanduleux apparaît donc comme une constante dans le genre *Acacia.* Une étude approfondie de l'anatomie de ces poils apporterait vraisemblablement d'utiles informations pour la systématique du genre.

Les poils tecteurs, d'ordinaire peu fréquents sur la jeune plantule, acquièrent souvent au cours de l'ontogénie une densité moyenne à forte sur un grand nombre d'espèces.

B. SÉMINOLOGIE

Nos recherches séminologiques sur les Acacias, regroupées en un seul article [1971 c] et auquel nous renvoyons le lecteur, constitue un apport, en grande partie nouveau, à la connaissance des graines de ce genre. De cette étude il ressort que les graines d'Acacias sont de morphologie très variée selon les groupes et même à l'intérieur de ces groupes (*Phyllodineae, Vulgares, Gummiferae*).

Cette diversité est particulièrement bien illustrée par les nombreux types de funicules que nous avons distingués. Nous attirons pour la première fois l'attention, chez les Acacias, sur l'intérêt de critères tels que « importance relative du hile et de la trace raphéale », « épaisseur relative des téguments ». Un fait également nouveau concerne la présence possible d'albumen chez les *Phyllodineae* et la fréquence de celui-ci chez les *Gummiferae* (près de 50 % des espèces).

D'importantes voies de recherche sont encore ouvertes dans le domaine anatomique. En effet, les téguments sont encore mal connus; une étude en microscopie photonique apparaît donc utile, de même, peut-être, qu'une exploration des surfaces en microscopie électronique à balayage. D'autre part, l'albumen, qui peut exister à l'état de traces invisibles macroscopiquement, pourrait être ainsi méthodiquement recherché.

II

TAXONOMIE

Nous avons, dans nos précédents articles, tenté d'établir des subdivisions parmi les Acacias étudiés en nous basant sur les critères ontogénique et séminologique. Nous avons chaque fois précisé qu'il ne pouvait s'agir que d'une première ébauche mettant en lumière les grandes lignes d'un classement à bases totalement nouvelles.

Nous cherchons, dans ce chapitre, à utiliser ces diverses données en les intégrant aux critères traditionnellement utilisés dans ce

groupe, ou plus récemment exploités (biochimie, palynologie, cytologie) afin de concevoir la taxonomie des Acacias sous une forme naturelle. Les conceptions phylogéniques que nous exposerons dans la dernière partie de cet article s'inspireront ainsi des grandes lignes de la systématique : aux grands groupes taxonomiques correspondront des lignées distinctes.

Les connaissances palynologiques sur les Acacias ont nettement progressé ces dernières années à la suite des travaux de Guinet [1969], Sorsa [1969] et Caccavari [1970]. L'ouvrage de Guinet synthétise les données actuelles sur les pollens de *Mimosaceae* en s'attachant plus particulièrement à délimiter les genres et les grandes subdivisions intragénériques. L'auteur reconnaît lui-même le caractère artificiel de certaines subdivisions de détail données par les clés au sein de chacun des genres. Ne travaillant pas à la même échelle que Guinet, nous n'avons donc pu que très rarement utiliser dans nos corrélations de caractères le critère « palynologie » pour l'établissement des sous-groupes. Il sera intéressant de rechercher ultérieurement certains caractères, non utilisés dans les clés par Guinet, susceptibles d'étayer encore les subdivisions fines que nous proposons.

Dans le domaine cytologique, des recherches ont été entreprises par M^me^ N. Lescanne sur la base du matériel que nous avons nous-même utilisé pour les études ontogéniques. Ce travail, encore inédit, fera le point des connaissances actuelles sur la cytologie des Acacias en associant aux résultats obtenus l'ensemble des données précédemment acquises (Ghimpu, 1929; Atchison, 1948; Tjio, 1948; Eichhorn, 1938; Chevalier, 1945; Sharma et Battacharyya, 1958; Turner et Fearing, 1960; Castronovo, 1945; Frahm Leliveld, 1957...). Ces données, encore trop partielles, ne seront guère utilisables qu'au niveau des grands groupes ou, éventuellement, pour la comparaison d'espèces affines. Des compléments sur la morphologie des chromosomes seront ultérieurement très utiles pour étayer encore les subdivisions.

La biochimie des Acacias est encore mal connue. Nous nous référons aux travaux les plus récemment publiés par Seneviratne et Fowden [1968], Tindale et Roux [1969], Anderson et Dea [1969] et à la récente mise au point très documentée de Harborne, Boulter et Turner [1971].

Dans ce domaine peu exploré, nous retiendrons quelques faits qui, déjà, sont de précieux adjuvants pour la taxonomie des grands groupes.

Nous indiquerons en premier lieu les subdivisions principales que nous proposons avec leur équivalence dans la classification de Bentham. Nous donnerons ensuite une clé générale des espèces étudiées dans chacune des subdivisions en incluant les critères nous paraissant les plus importants taxonomiquement. Nous préciserons également certaines particularités des divers groupes ainsi que les principales affinités entre espèces ou subdivisions proposées.

Notre but étant de réaliser un classement sur des bases naturelles, le choix dans l'établissement des subdivisions a été guidé par le souci de mettre en relief les affinités parentales et, par là-même, les liens phylétiques supposés. La justification profonde des grandes subdivisions établies ici sera donc donnée dans le chapitre suivant consacré à la phylogénie des Acacias.

A. PRINCIPALES SUBDIVISIONS PROPOSÉES

Gen. ***FAIDHERBIA*** A. CHEV.

1 espèce : *F. albida* (Del.) A. Chev. (= *Acacia albida* Del.).
Espèce extraite de la série *Gummiferae* Benth.

La diagnose de Chevalier [1934] était la suivante :

Flores 5-meri, calyx campanulatus dentatus, petala plus minus coalita valvata, stamina-exserta ima basi cupulam connata, basi corollae adnatum, ovarium breve stipitatum, legumen late circinatum, crasso-compressum, durum, indehiscens, mesocarpio spongioso demum indurato, intus inter seminaseptis carnosis cum endocarpis continuis divisum, semina transversa crassa ovoidea. Arbores speciosae, folia bipinnata, florum spicatum albo-flavicantes.

A cette diagnose il convient d'ajouter :

Semina exalbuminosa, scutello magno, et funiculo filiformi ad quamcumque directionem verso. Cotyledones sessiles cum auriculis. Primum folium bipinnatum. Arbor stipulis spinescentibus et sine foliis humido anni tempore. Grana pollinis porata. Genus africanum.

Gen. ***ACACIA*** [TOURN.] MILLER

sp. lectotypica : *A. nilotica* (L.) Willd. ex Del.
(= *Mimosa scorpioides* L. Cf. Britton et Brown, *Ill. Fl. N.U.S.* ed. 2, 2 : 330, 1913.)

Il convient de corriger la diagnose du genre de Willdenow et Bentham en indiquant : *Semina exalbuminosa aut albuminosa.*

Subgen. nov. **ACULEIFERUM** (= série *Vulgares* Benth.).
sp. typica : *A. senegal* (L.) Willd.
Semina exalbuminosa, funiculo saepissime ad « antiraphe » aut interdum ad quamcumque directionem verso. Cotyledones virides

cum auriculis et petiolis, raro sessiles. Primum folium pinnatum aut bipinnatum, rarissime ad petiolum reductum. Stipellae nullae[6]. *Stipulae non spinescentes. Aculei infrastipulares, infrapetiolares aut sparsi. Folia bipinnata, petiolo saepissime glandulifero. Capitula globosa vel spicae cylindraceae, ad axillas foliorum aut interdum in paniculis. Arbores vel frutices interdum scandentes. Grana pollinis porata, rarissime modice colporata. Species multis locis in orbe terrarum disseminatae.*

— *Sect. nov.* Monacanthea

sp. typica : *A. ataxacantha* D.C.

Semina funiculo filiformi. Collare parvulae arboris nullum vel subnullum. Primum folium semper bipinnatum, raro ad petiolum reductum. Aculei sparsi. Species multis locis in orbe terrarum disseminatae.

— *Sect. nov.* Aculeiferum

sp. typica : *A. senegal* (L.) Willd.

Semina funiculo in parvum arillum ad hilum modice dilatato. Arbor parvula dilatato collari raris sparsisque aculeis. Primum folium pinnatum rarissime bipinnatum. Aculei infrastipulares gemini et aculeus interdum infrapetiolaris. Species afroasiaticae.

Subgen. nov. **ACACIA** (= série *Gummiferae* Benth., *A. albida* exclu).

Semina albuminosa aut exalbuminosa, funiculo filiformi aut modice ad hilum dilatato, saepissime ad « antiraphe » marginem aut interdum ad quamcumque directionem verso. Cotyledones virides cum auriculis et petiolis. Collare parvulae arboris semper dilatatum. Primum folium semper pinnatum. Stipellae rarae. Stipulae nonnullae vel omnes spinescentes. Folia bipinnata petiolo saepissime glandulifero. Capitula globosa vel spicae cylindraceae, ad axillas vel in racemo terminali brevi pedunculata, rarius paniculata. Arbores vel frutices non scandentes nec aculeati. Grana pollinis colporata, rarissime porata. Species saepe myrmecophiles, multis locis in orbe terrarum disseminatae.

Une seule section : Acacia

Subgen. nov. **HETEROPHYLLUM** (=séries *Phyllodineae, Botryocephalae Pulchellae* Benth.).

sp. typica : *A. stenophylla* Cunn.

Semina raro albuminosa, interdum funiculo filiformi, plerumque in arillum dilatato, ad « raphe » marginem verso. Cotyledones sessiles aut cum petiolis, cum auriculis aut interdum sine auriculis.

---

6. Nous ne tenons pas compte de l'existence très hypothétique de stipelles chez *A. greggii.*

Collare parvulae arboris semper dilatatum. Primum folium semper pinnatum. Stipellae nullae. Stipulae aut ramuli in paucis speciebus spinescentes. Aculei nulli. Folia bipinnata aut phyllodia crassa vel verticaliter compressa, glandulifera. Minutae squamae rarae. Caulis interdum alatus (phyllocladium). Capitula globosa fasciculata vel racemosa ad axillas foliorum, interdum paniculata, aut spicae cylindraceae. Arbores vel frutices non scandentes. Grana pollinis colporata, rarissime porata. Species non myrmecophiles, australienses, rarae in indiani et pacifici oceani insulis et in terris americanis.

— *Sect. nov.* Pulchelloidea
sp. typica : *A. pulchella* R. Br.

Semina parva. Cotyledones parvi et sessiles, cito cadentes. Limes inter hypocotylum et epicotylum sine annularia asperitate. Epicotylum interdum crassius quam hypocotylum. 2 prima folia pinnata opposita cum 4 foliolis bijugis. Folia bipinnata aut phyllodia; interdum phyllocladia aut squamae. Flores capitati aut raro spicati.

— *Sect. nov.* Heterophyllum

Sectionis « Pulchelloidea » dictae varia signa parvulae arboris et seminis inter se non conveniunt. Phyllodia plurinervia. Flores spicati aut capitati.

— *Sect. nov.* Uninervea
sp. typica : *A. retinodes* Schlecht.

Sectionis « Pulchelloidea » dictae varia signa parvulae arboris et seminis inter se non conveniunt. Phyllodia uninervia, vel rarissime binervia, ex propria variatione, aut folia bipinnata. Flores capitati, raro spicati.

B. COMMENTAIRES SUR CES SUBDIVISIONS

GENRE *FAIDHERBIA* A. CHEV.

Dans une note publiée en 1967, nous avons préconisé de réhabiliter le genre *Faidherbia* A. Chev. Rappelons que notre argumentation réside dans l'observation de la plantule : celle-ci a des cotylédons sessiles (à subsessiles parfois) et une première feuille bipennée (mode 3). L'espèce *albida* s'isole ainsi très nettement des autres espèces classées par Bentham parmi les *Gummiferae*, qui, toutes, ont des cotylédons pétiolés et un nombre variable de feuilles primordiales pennées (modes 1A, 1B, 2). Si l'on adjoint à ces caractères blastogéniques les divers traits morphologiques ou phénologiques (voire même anatomiques, d'après Chevalier)

cités dans la diagnose, l'espèce *albida* apparaît isolée et tout à fait originale parmi les Acacias. Ajoutons que Guinet [1969] a également proposé de réhabiliter le genre *Faidherbia :* il a constaté chez *A. albida* certaines particularités palynologiques (pollen sans sillons, à 4 pores, à exine de type « *Ingeae* ») sans rapports avec les caractères que l'on rencontre chez les pollens de *Gummiferae.*

C'est donc tout un faisceau de caractères particuliers[7] qui nous paraît largement justifier l'isolement de l'espèce *albida* dans le genre monotypique *Faidherbia.*

La place de ce genre parmi les *Mimosoideae* est difficile à définir, car, comme l'a bien exprimé Guinet [1969], il établit en somme le lien entre les tribus des *Ingeae* et des *Acacieae.* Faut-il en faire le seul genre d'une nouvelle tribu des *Faidherbieae*? L'exploitation de nouveaux critères (biochimiques notamment) apportera peut-être une réponse à cette question.

GENRE *ACACIA* [TOURN.] MILL.

1. SOUS-GENRES.

Trois sous-genres d'Acacias sont distingués (tableau 1). Nous verrons plus loin qu'ils se rattachent sans doute à une même souche et que l'ensemble du genre, bien que très diversifié, présente une sorte d'unité phylétique globale. Aussi, avons-nous préféré conserver le genre *Acacia* tel que le concevait Bentham, suivant en cela les conseils de Davis et Heywood [1963] : « *when in doubt as to whether to accord generic rank to a group, there is much to be said for the subgenus as a suitable category* ».

Ce classement en 3 sous-genres présente une certaine symétrie avec celui de Bentham :

sous-genres (Vassal)	séries (Bentham)
ACACIA	GUMMIFERAE (*A. albida* exclu)
ACULEIFERUM	VULGARES
HETEROPHYLLUM	PULCHELLAE
	BOTRYOCEPHALAE
	PHYLLODINEAE

Il s'en éloigne cependant nettement à deux points de vue :

— Les 3 séries de Bentham, *Phyllodineae, Botryocephalae, Pulchellae,* sont, dans notre classement, associées en un seul ensemble

7. *F. albida* a, par ailleurs, un nombre diploïde de chromosomes (Atchison, 1948).

car elles ont des points communs très remarquables, souvent plus considérables qu'entre taxons de même série. Les espèces des 3 groupes de BENTHAM sont en effet étroitement liées, notamment par la communauté de leurs limites géographiques (continent australien presque exclusivement), des types de plantules (1-2 feuilles primordiales pennées) et de graines (préorientation raphéale du funicule, arille funiculaire très fréquent) ainsi que par une tendance plus ou moins prononcée à la phyllodinisation.

— Les grandes subdivisions que nous distinguons, ayant valeur de sous-genres et non de séries, se situent donc à un niveau nettement plus élevé dans la hiérarchie des groupes systématiques.

En fait la position de BENTHAM se rapproche beaucoup de la nôtre. Cet auteur écrit en effet, dans l'introduction à la révision des *Mimoseae* [1875] : « *I would observe that, geographically, I here speak of these divisions of Acacia as subgenera, because they appear to me, in a genealogical sense, to have the same importance as the subgenera of Mimosa, Pithecolobium, and others, although, being distinguished by vegetative characters only (chiefly foliage and inflorescence), to the utter neglect of numerous floral or carpological differences, they are, for systematic purposes, under the rules usually followed, treated as series only, with adjective instead of substantive names.* »

On retrouve dans ce classement les grandes lignes de l'esquisse que nous avions précédemment tracée lors d'une première étude des graines d'Acacias [1963]. GUINET [1969], s'opposant aux déductions de COETZEE [1955] pour qui une corrélation existe entre types d'inflorescences et de pollens (*A. pennata* et *A. detinens* étant exclus de cette règle), tient compte des corrélations entre pollens et graines et propose un découpage analogue au nôtre. GUINET pense néanmoins qu' « *on devrait accorder à ces groupes une valeur générique* », sans toutefois proposer de dénomination pour chacun d'eux. Notons que, dans l'un de ces groupes, GUINET situe à la fois *Filicinae* et *Vulgares*. N'ayant pas eu de matériel valable concernant le petit groupe des *Filicinae*, il nous est impossible de donner notre opinion sur le bien-fondé de ce rapprochement. Les subdivisions proposées par GUINET d'après la morphologie des pollens et tenant compte de la répartition des apertures aux faces distales des monades peuvent être ainsi résumées :

\+ (3) 4 pores placés vers les angles des monades, en nombre égal au nombre de côtés sur les faces distales;

— (3) 4 pores ..... VULGARES, FILICINAE.

— 4 pores; 4 sillons disposés parallèlement aux bords des faces distales des monades centrales et toujours soudés loin des pôles (parasyncolpie très prononcée) .... ACACIAS AUSTRALIENS: BOTRYOCEPHALAE, PULCHELLAE, PHYLLODINEAE.

+ 3 pores, au moins deux d'entre eux situés sur les faces distales des monades et en nombre inférieur au nombre de côtés (4 côtés); (3) 4 sillons soudés à leurs extrémités (rarement libres) ..... GUMMIFERAE.

La distinction d'un groupe d' « Acacias australiens » a également été faite par GHIMPU [1930] sur des bases cytologiques. Cet auteur sépare en effet les espèces australiennes diploïdes et à longs chromosomes des espèces non australiennes polyploïdes à petits chromosomes. Cette conception, combattue depuis (EICHHORN, 1938), est critiquable parce que trop schématique; elle ne met pas moins en évidence pour la première fois certains caractères spécifiques des Acacias d'Australie. Elle a été reprise depuis par CASTRONOVO [1945], ATCHISON [1948], DARLINGTON et WYLIE [1955]. Pour sa part M^me^ N. LESCANNE, après étude morphologique et comptages chromosomiques sur de nombreuses espèces, établit nettement la distinction entre VULGARES, GUMMIFERAE et Acacias australiens (communication personnelle).

Les récentes études chimiotaxonomiques concordent encore globalement avec un tel découpage. Ainsi, par l'analyse des aminoacides d'une quarantaine d'espèces d'Acacias, SENEVIRATNE et FOWDEN [1968] affirment les caractères originaux des *Gummiferae*, c'est-à-dire du sous-genre *Acacia*. La distinction des *Vulgares* et *Gummiferae* (sous-genres *Aculeiferum* et *Acacia*) apparaît de même par l'analyse chimique des gommes (ANDERSON et DEA, 1969). L'examen des flavonoïdes contenus dans les bois de 61 Acacias d'Australie conduit enfin TINDALE et ROUX [1969] à reconnaître des affinités biochimiques entre certaines espèces australiennes à phyllodes et feuilles bipennées (*Phyllodineae* et *Botryocephalae*). Ces auteurs mettent en évidence la présence des composants mollisacacidine, guibourtacacidine, melacacidine et teracacidine qui appartiennent à un type de flavonoïdes relativement rare : le type 5-déoxyflavonoïde.

Les 3 sous-genres que nous distinguons s'individualisent donc à partir d'un assez grand nombre de caractères. La diagnose de ces groupes peut être encore complétée en se reportant, pour l'ontogénie, aux indications données dans la première partie de cet article, et pour les graines, à l'article publié en 1971[8]. Pour le sous-genre *Heterophyllum*, il faut regrouper les données concernant *Pulchellae*, *Botryocephalae* et *Phyllodineae*. En fait, pour les

8. Voir p. (50)-(53) *in* Contribution à l'étude morphologique des graines d'*Acacia*, 1971 c, et pp. (3) à (12) dans le présent article.

mesures extrêmes des cotylédons et des graines, il suffit de relever les données des *Phyllodineae* qui recoupent toujours celles des *Pulchellae* et *Botryocephalae*.

Si les subdivisions proposées apparaissent donc dans leur ensemble étayées par des critières très différents, il reste encore à explorer des domaines mal connus. L'anatomie, par exemple, pourrait apporter de nouveaux arguments en faveur de ces groupes. Il serait également intéressant de rechercher des liens éventuels entre écologie et taxonomie.

D'ores et déjà les grandes subdivisions qui paraissent s'imposer dans le genre *Acacia*, confirment pour une part les conceptions de Bentham, et mettent en défaut les systèmes de classification fondamentalement basés sur les types d'inflorescences (classements de Newman, Baker, etc.). Le critère « inflorescence » ne peut intervenir valablement que dans des subdivisions de second ordre. Parfois même, comme nous le verrons plus loin, il n'est valable qu'au niveau spécifique.

2. SECTIONS.

Nous n'avons pas observé dans le sous-genre *Acacia* une discontinuité suffisante entre les caractères permettant de justifier la création de sections. Ce sous-genre présente en fait une unité « par enchaînement » et associe dans un ensemble complexe une mosaïque d'espèces.

Dans le sous-genre *Aculeiferum*, il nous a paru nécessaire de créer deux sections. Celles-ci se distinguent fondamentalement par les caractères suivants :

— collet non saillant à très faiblement renflé sur la jeune plantule;
— mode de succession foliaire 3;
— aiguillons épars;
— graines à funicules A1a (A1b) B1a, de formes I, Ib, II, IIa, (IV) :
..... sect. *Monacanthea*.
— collet saillant (crête annulaire ou net rétrécissement);
— modes de succession foliaire 1B, 2 (3);
— 2 aiguillons infrastipulaires pouvant être accompagnés d'un aiguillon infrapétiolaire; aiguillons épars possibles surtout sur le jeune arbre;
— graines à funicules C1, C2, de formes III, IV (V) :
..... sect. *Aculeiferum*.

Pour séparer encore ces deux sections on peut citer les caractères de deuxième ordre suivants :

— stipules précocement plurinervées, à nombre généralement croissant de nervures (8 au maximum) au cours de l'ontogénie;

— glandes foliaires précoces sur la jeune plantule;
— cosmopolitisme :
..... sect. *Monacanthea.*
— stipules toujours uninervées ou pouvant être au plus trinervées (tendance à l'uninervation au cours de l'ontogénie);
— glandes foliaires de précocité très variable;
— répartition de l'Afrique à l'Indo-Birmanie :
..... sect. *Aculeiferum.*

La section *Aculeiferum* rassemble les espèces classées par Bentham dans les *Triacanthae* et *Diacanthae.*

La section *Monacanthea* associe toutes les espèces placées par Bentham dans les autres subdivisions des *Vulgares.*

La clé des espèces établie par Guinet pour le groupe *Vulgares - Filicinae* ne recoupe pas nos propres subdivisions. Il s'agit d'un classement très global basé sur le diamètre du pore et les sculptures de l'exine qui rapproche des espèces sans réelles affinités naturelles. Des travaux biochimiques sur ce sous-genre s'imposent pour que soit éprouvée la valeur des subdivisions préconisées.

Le sous-genre *Heterophyllum* apparaît comme un ensemble très diversifié, notamment par les caractères végétatifs, séminaux et carpologiques. Anderson et Dea [1969] notent d'ailleurs de grandes variations dans les types de gommes chez les Acacias à phyllodes.

La section *Pulchelloidea* est bien individualisée car elle est définie par la corrélation de quelques caractères blastogéniques précis :
— limite épicotyle-hypocotyle peu sensible (fin sillon, très légère crête ou faible rétrécissement annulaire); épicotyle parfois plus épais que l'hypocotyle;
— cotylédons sessiles, petits (Lc2m = 3,0-6,0 mm), éphémères (absents au-delà du stade 2^{e} feuille), non auriculés sauf chez *A. diptera* et *extensa*;
— 1re feuille à 2 paires de folioles le plus souvent opposée à une 2^{e} feuille de même structure : mode de succession foliaire 1B dominant;
— graines de petite taille (Lgm comprise entre 2,5 et 4,5 mm).

Du point de vue cytologique, cette section est partiellement connue. Les espèces actuellement étudiées sont diploïdes (N. Lescanne). Les données biochimiques sont pratiquement nulles. Seuls les amino-acides de l'*A. pentadenia* ont été étudiés par Virtanen et Kari [1955][9]. Des recherches sur les flavonoïdes seraient très

9. *Acta chem. Scand.* 9, pp. 170-171. Référence citée par E. A. Bell, *in* Comparative biochemistry of non-protein amino-acids, chap. 4, *in Chemotaxonomy of the Leguminosae* par Harborne (J. B.), Boulter (D.) et Turner (B. L.), [1971].

utiles pour comparer cette section aux deux autres sections du sous-genre. Les caractères polliniques utilisés par Guinet dans sa clé des espèces australiennes ne font pas apparaître un groupe particulier rassemblant les Acacias de cette section. Cette section est essentiellement répartie dans le sud-ouest et le sud-est de l'Australie.

Les deux autres sections ont les caractéristiques suivantes :

— limite épicotyle-hypocotyle marquée par une légère crête (sauf chez *A. ligulata*) ; hypocotyle généralement plus épais que l'épicotyle;

— caractères des cotylédons (dimensions, durée), des feuilles primordiales et des graines très variables. Les caractères « 1re et 2e feuille pennées à 2 paires de folioles », « durée éphémère des cotylédons », « petite taille des cotylédons et des graines », toujours corrélatifs dans la section *Pulchelloidea* ne le sont jamais dans les deux sections *Heterophyllum* et *Uninervea*;

— auricules cotylédonaires très rarement nulles;

— mode de succession foliaire 2 dominant.

La section *Heterophyllum* est composée d'espèces à phyllodes plurinervés (nervation parallèle), issues essentiellement des groupes *Plurinerves* et *Juliflorae* de Bentham. La quasi totalité des espèces à épis est ici rassemblée. Notons qu'un tel regroupement des espèces à épis avait déjà été proposé par Maiden et Betche [1916]. En étudiant les composés flavonoïdiques des Acacias à phyllodes plurinerves, Tindale et Roux [1969] ont constaté que la plupart des espèces contiennent des 3′, 4′, 7, 8 tétrahydroxyflavonoïdes (teracacidine). Elles se distinguent donc bien des espèces de la section *Uninervea* actuellement connues du point de vue biochimique. D'autre part, c'est dans cet ensemble que l'on observe la tendance phyllodes à section épaisse (subrectangulaire, subelliptique ...), la fréquente abondance des poils glanduleux épars, une tendance partielle à la polyploïdie (*A. heterophylla, koa, brachystachya*. Réf. Tjio 1948, et N. Lescanne). Du point de vue pollinique ce groupe rassemble des espèces à 16 monades. Cette section est très largement répandue sur l'ensemble du pourtour du continent australien. Quelques rares espèces sont extra-australiennes.

La section *Uninervea* groupe des espèces à feuilles bipennées ou à phyllodes uninervés.

Les espèces à feuilles bipennées correspondent aux *Botryocephalae* Benth. Elles sont associées à la plupart des Acacias *Phyllodineae Uninerves Racemosae* Benth. avec lesquels elles ont en commun les caractères : « tendance au phyllode uninervé », parti-

culièrement nette chez *A. muellerana*, « fleurs disposées en glomérules racémeux », « graines à funicule de type D1 », « écusson d'importance généralement corrélative de la longueur de la graine ». Les récentes recherches biochimiques sur les flavonoïdes de Tindale et Roux [1969] rapprochent encore ces espèces car elles renferment des 3′, 4′, 7-trihydroxyflavonoïdes (mollisacacidine) parfois associés à des 4′, 7-dihydroxyflavonoïdes (guibourtacacidine). Rappelons enfin que cet ensemble d'espèces a une unité génétique confirmée par les possibilités d'hybridation entre Acacias bipennés et Acacias à phyllodes. On peut ainsi citer l'hybride réalisé par L. Winter issu des *A. podalyriaefolia* et *dealbata* (*A. hanburyana* L. Winter).

Les autres espèces du groupe proviennent de différentes subdivisions de Bentham : *Pungentes, Calamiformes, Brunioideae, Uninerves (Armatae, Angustifoliae, Brevifoliae* et *Racemosae)*. Il serait intéressant de connaître les composants flavonoïdiques de ces Acacias.

Dans la plupart des cas les Acacias de cette section ont des polyades à 16 monades (Guinet, 1969). Du point de vue cytologique toutes les espèces actuellement connues sont diploïdes.

La majorité des espèces de cette section est répartie dans le sud et le sud-est de l'Australie.

Voici, en conclusion de ce paragraphe de commentaires sur les grandes subdivisions proposées, une clé pratique de détermination de celles-ci.

A. Corrélation obligatoire entre les caractères « épines stipulaires », « cotylédons sessiles », et « mode de succession foliaire 3 » ..... *gen.* FAIDHERBIA

B. Pas de corrélation entre les caractères « épines stipulaires », « cotylédons sessiles » et « mode de succession foliaire 3 » ..... *gen.* ACACIA

★ présence d'aiguillons; pollens porés (très exceptionnellement à tendance colporée); mode de succession foliaire 3 possible; collet parfois nul; albumen absent : ..... *subgen.* ACULEIFERUM

■ collet non saillant à très faiblement saillant sur la jeune plantule; mode de succession foliaire 3; aiguillons épars; stipules précocement plurinervées, à nombre généralement croissant de nervures au cours de l'ontogénie (8 au maximum); graines à funicules A1a, (A1b), B1a et de formes I, Ib, II, IIa (IV); cosmopolitisme : ..... *sect. Monacanthea*

■ collet saillant (crête annulaire ou net rétrécissement); modes de succession foliaire 1B, 2 (3); aiguillons épars possibles surtout sur le jeune arbre; 2 aiguillons infrastipulaires pouvant être accompagnés d'un aiguillon infrapétiolaire; stipules toujours uninervées ou, au plus, trinervées (tendance à l'uninervation au

cours de l'ontogénie) ; graines à funicules C1, C2 et de formes III, IV (V) ; répartition de l'Afrique à l'Indo-Birmanie : .....
..... *sect. Aculeiferum*

★ absence d'aiguillons ; pollens colporés (très exceptionnellement porés) ; modes de succession foliaire 1A, 1B, 2 seuls possibles ; collet toujours saillant ; albumen possible :

■ épines stipulaires obligatoires ; funicule non arillé, préalablement orienté vers le bord antiraphéal ou à orientation indécise ; albumen fréquent ; cotylédons toujours pétiolés et auriculés ; feuilles exclusivement bipennées chez l'adulte ; pollens à 3 pores et (3) 4 sillons ; stipelles possibles ; espèces souvent myrmécophiles ; groupe cosmopolite : ..... *subgen.* ACACIA *(sect. Acacia)*

■ épines stipulaires exceptionnelles ; funicule très souvent arillé, à orientation préalable typiquement raphéale ; albumen très rare ; cotylédons fréquemment sessiles, parfois non auriculés ; feuilles bipennées ou phyllodinisées chez l'adulte ; pollens à 4 pores et 4 sillons ; stipelles nulles ; espèces non myrmécophiles ; groupe essentiellement australien : ..... *subgen.* HETEROPHYLLUM

□ corrélation obligatoire entre les caractères « 1re et 2e feuilles pennées à 2 paires de folioles », « durée éphémère des cotylédons » (stade 2e feuille), « petite taille des graines et des cotylédons » ; cotylédons sessiles fréquemment non auriculés ; limite épicotyle-hypocotyle peu sensible ; épicotyle parfois plus épais que l'hypocotyle ; groupe de l'Australie sud-occidentale à sud-orientale : ..... *sect. Pulchelloidea*

□ pas de corrélation entre les caractères « 1re et 2e feuilles pennées à 2 paires de folioles », « durée éphémère des cotylédons », « petite taille des graines et des cotylédons » ; cotylédons sessiles ou pétiolés, le plus souvent auriculés ; limite épicotyle-hypocotyle dans la quasi totalité des espèces marquée par une légère crête ; hypocotyle généralement plus épais que l'épicotyle :

◇ phyllodes plurinervées (nervation parallèle) ; épis ou glomérules ; groupe essentiellement distribué sur le pourtour du continent australien mais également présent dans quelques îles des océans Indien et Pacifique, exceptionnel en Amérique de l'Ouest : ..... *sect. Heterophyllum*

◇ phyllodes uninervés (nervation pennée), binervés dans quelques rares cas individuels, ou feuilles bipennées ; fleurs en glomérules dans la quasi totalité des espèces ; groupe de l'Australie méridionale et sud-orientale : .. *sect. Uninervea*

C. CLÉ DES ESPÈCES DU GENRE ACACIA

Dans cette clé sont utilisés les caractères végétatifs et reproducteurs qui interviennent classiquement dans les précédents travaux sur ce genre ainsi que les caractères ontogéniques et séminologiques issus de nos propres recherches. Les critères les plus aptes à mettre en évidence des groupes naturels ont été sélectionnés. Dans

certains cas, pour permettre les comparaisons entre subdivisions, des précisions supplémentaires sont données. Nous n'avons pu intégrer les critères « palynologie », « biochimie », « cytologie » vu l'insuffisance ou l'hétérogénéité des connaissances dans ces divers domaines sur les Acacias étudiés. Ces critères interviennent partiellement plus loin dans les commentaires sur cette clé et servent éventuellement d'appoints pour étayer les subdivisions. Il faut souhaiter que l'on puisse réaliser un jour une clé naturelle de tous les Acacias connus associant le maximum de caractères. Notre tentative n'est donc qu'un premier pas dans cette voie.

Cette clé permet la mise en évidence de groupes d'espèces à caractéristiques homogènes. Nous définissons ainsi des sous-sections ou même des séries.

Voici leurs diagnoses.

★ *Subgen.* ACULEIFERUM
— Section *Monacanthea.*
Sous-section *Cryptocotylae.*
Hypocotylum subnullum vel brevissimum. Cotyledones semper inclusi in cortice seminis. Prima folia ad petiolos reducta.
sp. typica : *A. greggii* GRAY.
Sous-section *Phanerocotylae.*
Hypocotylum breve vel longum. Cotyledones expansi supra solum. Prima folia bipinnata.
sp. typica : *A. ataxacantha* D. C.
Série *Americanae.*
Species Americanae.
sp. typica : *A. berlandieri* BENTH.
Série *Gerontogeae.*
Species Gerontogeae.
sp. typica : *A. ataxacantha* D. C.
— Section *Aculeiferum.*
Sous-section *Polyacanthae.*
Voir la diagnose de la section.

★ *Subgen.* ACACIA
— Section *Acacia.*
Sous-section *Pluriseriae.*
Semina in 2-3 ordines disposita, saepe deformata.
sp. typica : *A. farnesiana* (L.) WILLD.
Sous-section *Uniseriae.*
Semina in unum ordinem disposita, raro deformata.
sp. typica : *A. nilotica* (L.) WILLD. ex DEL.

★ *Subgen.* HETEROPHYLLUM
— Section *Heterophyllum.*
Sous-section *Globiferae.*
Capitula globosa.
sp. typica : *A. stenophylla* CUNN.
Sous-section *Spiciferae.*
Spicae cylindraceae vel ovoideae.
sp. typica : *A. doratoxylon* CUNN.

— Section *Uninervea.*
Sous-section *Mixtae.*
Voir la diagnose de la section.
— Section *Pulchelloidea.*
Sous-section *Parviscutellae.*
Semina scutello parvo, hilo paulo majore quam rapheum. Siliquae incurvae vel contortae.
sp. typica : *A. amblygona* Cunn.
Sous-section *Magniscutellae.*
Semina scutello magno, hilo multo majore quam rapheum. Siliquae plerumque rectae aut paulo falcatae (praeterquam A. urophylla).
sp. typica : *A. pulchella* R. Br.

Les principales subdivisions distinguées sont regroupées dans le tableau 1.

Un certain nombre d'abréviations sont employées. Nous rappelons brièvement leurs définitions.

Lc2m = longueur moyenne du cotylédon;
Lgm = longueur moyenne de la graine;
Lc1m/lpm = longueur moyenne totale du cotylédon / longueur moyenne du pétiole cotylédonaire;
Lc2m/lcm = longueur moyenne du limbe cotylédonaire / largeur moyenne du limbe cotylédonaire;
Lecm/Lgm = longueur moyenne de l'écusson séminal / longueur moyenne de la graine;
Lhm/Lrm = longueur moyenne du hile / longueur moyenne de la trace raphéale;
Lgm/Etm = longueur moyenne de la graine / épaisseur moyenne des téguments séminaux.

Pour la codification des types de graines et de funicules, se reporter aux pages 14 et 24-27 *in* « Contribution à l'étude morphologique des graines d'*Acacia* », 1971 c.

SOUS-GENRE ACULEIFERUM

Section **MONACANTHEA**

A. germination cryptocotylaire : s/s sect. Cryptocotylae
feuilles primordiales atrophiées; 1-3 paires de pennes; espèce américaine :
..... *A. greggii*

B. germination phanérocotylaire : s/s sect. Phanerocotylae
feuilles primordiales normalement développées; mode de succession foliaire 3; 4-27 paires de pennes :

★ espèces américaines : série **Americanae**

■ épanouissement des cotylédons au niveau du sol; cotylédons de grande taille (Lc2m voisine de 15,0 mm), à long pétiole (Lc1m/lpm = 3,3), de forme globalement elliptique large (Lc2m/lcm = 1,2), pouvant persister jusqu'au stade 8e feuille; 1re feuille à (1) 2-3 paires de pennes; stipules souvent dissymétriques; folioles proximales parfois réduites à des languettes; nervation foliolaire tertiaire parfois visible; glande pétiolaire distale possible sur la première

GENRE	s/s GENRES	SECTIONS	s/s SECTIONS
A C A C I A	ACULEIFERUM (= Vulgares Benth.)	ACULEIFERUM	POLYACANTHAE
		MONACANTHEA	CRYPTOCOTYLAE
			PHANEROCOTYLAE
	ACACIA (= Gummiferae Benth., A. albida exclu)	ACACIA	PLURISERIAE
			UNISERIAE
	HETEROPHYLLUM (= Pulchellae, Botryocephalae, Phyllodineae Benth.)	HETEROPHYLLUM	GLOBIFERAE
			SPICIFERAE
		UNINERVEA	MIXTAE
		PULCHELLOIDEA	PARVISCUTELLAE
			MAGNISCUTELLAE

TABLEAU 1 - NOUVELLES SUBDIVISIONS PROPOSEES POUR LE GENRE ACACIA

Nota : Ce tableau ne sera réellement complet que lorsque le groupe des Filicinae Benth. y aura trouvé sa place.

feuille; fleurs en glomérules; graines de type I, de longueur moyenne voisine de 11 mm, à funicule A1b; classe Lhm/Lrm=1 :
..... *A. berlandieri*

■ épanouissement des cotylédons au-dessus du sol; cotylédons de taille moyenne (Lc2m voisine de 10 mm), sessiles, de forme globalement elliptique (Lc2m/lcm = 1,9), ne persistant pas au-delà du stade 4e feuille; 1re feuille à une paire de pennes; stipules généralement symétriques ou à dissymétrie peu accusée; folioles proximales non réduites à des languettes; nervation foliolaire tertiaire non visible; glande possible à partir de la 5e feuille, vers le milieu ou dans la moitié supérieure du pétiole; fleurs en épis; graines de type Ib, de longueur moyenne voisine de 7,5 mm, à funicule A1a; classe Lhm/Lrm = 4 :
..... *A. bonariensis*

★ espèces de l'ancien monde : série **Gerontogeae**

■ cotylédons à pétiole cotylédonaire moyen (Lc1m/lpm voisin de 5,5), de forme subcirculaire (Lc2m/lcm voisin de 1,0); stipules de l'adulte dissymétriques; appareil végétatif parfois lianescent; fleurs en épis; graines de type IV à petit écusson (Lecm/Lgm voisin de 0,25) :
..... *A. ataxacantha*

■ cotylédons sessiles à subsessiles, de forme elliptique large à elliptique étroite (Lc2m/lcm = 1,2-2,6); stipules de l'adulte symétriques à faiblement dissymétriques; graines à écusson moyen à grand (Lecm/Lgm = 0,35-0,70) :

□ cotylédons de forme globalement elliptique étroite (Lc2m/lcm = 2,6) à nervation parallèle; appareil végétatif non lianescent; 25 à 30 paires de folioles; fleurs en épis; graines de type Ib, à funicule A1a; classe Lhm/Lrm = 1; classe Lgm/Etm = 2 :
..... *A. donnaiensis*

□ cotylédons de forme elliptique large à elliptique (Lc2m/lcm = 1,2-1,8), à nervation flabellée; appareil végétatif souvent lianescent; très nombreuses paires de folioles; fleurs en glomérules paniculés; graines de types II, IIa, à funicule B1a; classe Lhm/Lrm = 4; classe Lgm/Etm = 4 :

◇ Lc2m/lcm = 1,2-1,4; pétiole de 0,4-1,3 (1,5) mm de long; écusson séminal moyen à grand (Lecm/Lgm = 0,50-0,70) :
..... *A. brevispica*

⊕ indumentum des rameaux juvéniles et des rachis foliaires très court (plus court que les glandes); glande pétiolaire pouvant atteindre de 0,5 à 1,5 mm de long; folioles à poils très courts ou invisibles :
..... *A. brevispica* subsp. *dregeana*

⊕ indumentum des rameaux juvéniles et des rachis foliaires dépassant presque toujours les glandes; glande pétiolaire pouvant atteindre de 1,5 à 3 mm de long; folioles à poils le plus souvent visibles :
..... *A. brevispica* subsp. *brevispica*

◇ Lc2m/lcm voisin de 1,8; pétiole de 1,5 à 3,5 mm de long; écusson séminal petit (Lecm/Lgm = 0,35) :
..... *A. kamerunensis*

Section **ACULEIFERUM**

(s/s sect. Polyacanthae)

germination phanérocotylaire; fleurs en épis :

A. feuilles de l'adulte à 10 paires de pennes ou plus (jusqu'à 60); 15 à 100 paires de folioles environ; classes Lhm/Lrm = 3-5 :

★ mode de succession foliaire 3; graines de type IV; fleurs jaunes; espèce asiatique :
..... *A. catechu*

★ mode de succession foliaire 2; graines de type III;

■ fleurs de couleur rougeâtre; aiguillon infrapétiolaire absent; glandes possibles sur le rachis primaire de la 1re feuille pennée; gousses de 2,5 à 3 cm de large; espèce africaine :
..... *A. galpinii*

■ fleurs de couleur blanchâtre à jaune pâle; aiguillon infrapétiolaire assez souvent présent; glandes absentes sur le rachis primaire de la 1re feuille pennée; gousses de 0,5 à 2 cm de large environ;

□ glandes pétiolaires de 2-4 mm × 1,75-3 mm; gousses pouvant atteindre 1,5 à 2,0 cm de large environ; classe Lgm/Etm = 2; espèce indo-africaine :
..... *A. polyacantha*

◇ aiguillons droits ou presque, parfois un peu recourbés vers le haut; sous-espèce indienne :
..... *A. polyacantha* subsp. *polyacantha*

◇ aiguillons recourbés à crochus, à l'apex orienté vers le bas; sous-espèce africaine :
..... *A. polyacantha* subsp. *campylacantha*

□ glandes pétiolaires de 0,75-1,5 mm × 0,5-0,7 mm; gousses ne dépassant pas 1,3 cm de large; classe Lgm/Etm = 4; espèce africaine :
..... *A. caffra*

B. feuilles de l'adulte à 2-6 paires de pennes; 1-18 paires de folioles environ; classes Lhm/Lrm = 6-7;
modes de succession foliaire 1B, 2 :

★ 8-18 paires de folioles; 6 paires de pennes au maximum; aiguillon infrapétiolaire toujours présent; espèce africaine :
..... *A. senegal*

★ 1-8 paires de folioles; 4 paires de pennes au maximum; aiguillon infrapétiolaire rare ou absent sur le jeune arbre :

■ 1re feuille à 6-7 paires de folioles; gousses dépassant généralement 15 cm de long; graines de type V; espèce indienne :
..... *A. lenticularis*

■ 1re feuille à 3-5 (6) paires de folioles; gousses n'atteignant pas 15 cm de long; types de graines III, IV :

□ adulte à 3-5 paires de folioles; Lecm/Lgm voisin de 0,20; Lgm comprise entre 6,5 et 9,0 mm :

◇ mode de succession foliaire 2 dominant; graines de type IV; espèce d'Afrique et d'Arabie :
..... *A. laeta*

◇ mode de succession foliaire 1B dominant; graines de type III; espèce indienne :
..... *A. modesta*

□ adulte à 1-2 paires de folioles; Lecm/Lgm voisin de 0,55; Lgm voisine de 11,5 mm; espèce africaine :
..... *A. nigrescens*

SOUS-GENRE ACACIA

(Section **ACACIA**)

A. graines sur 2-3 rangs, fréquemment déformées :
s/s sect. PLURISERIAE

gousses indéhiscentes à tardivement déhiscentes, 2 à 5 fois moins larges que longues environ; fleurs en glomérules; modes de succession foliaire (1A) 1B; graines de type Ia; classes Lhm/Lrm = 1 (2); classes Lgm/Etm = 1 (2) :

★ involucelle basal; glandes foliaires cratériformes; présence de corps de BELT (myrmécophilie); Lc2m/lcm voisin de 2;
graines à albumen épais et grand écusson (Lecm/Lgm voisin de 0,90); nervation primaire seule saillante à la face inférieure des folioles; espèce américaine :
..... *A. sphaerocephala*

★ involucelle apical à subapical; glandes foliaires nidiformes ou d'aspect verruqueux; absence de corps de BELT; Lc2m/lcm = 1,2-1,6 :

■ Lecm/Lgm = 0,50; absence d'albumen; Lc2m/lcm = 1,2; spinescence très précoce (dès le stade 1re feuille); nervation tertiaire saillante à la face inférieure des folioles; gousses grisâtres tomenteuses à section subrectangulaire; myrmécophilie;
espèce africaine :
..... *A. giraffae*

■ Lecm/Lgm compris entre 0,70 et 0,90; présence d'un albumen peu épais; Lc2m/lcm = 1,5-1,6; spinescence apparaissant entre les 3e et 10e feuilles en général; nervation tertiaire non saillante à la face inférieure des folioles; gousses brunes foncées à section subcirculaire :

□ gousses à stries longitudinales peu visibles ou nulles, 2 à 4 fois moins larges que longues; pédoncule floral inférieur à 2 cm; folioles de 1,5 à 3,5 mm; myrmécophilie possible; espèce américaine :
..... *A. caven*

□ gousses à stries en chevrons, 4 à 5 fois moins larges que longues; pédoncule floral pouvant atteindre 3,5 cm; folioles de 3,5 à 6 mm de long; espèce non myrmécophile, cosmopolite :
..... *A. farnesiana*

B. graines sur un rang, rarement déformées :
s/s sect. UNISERIAE

modes de succession foliaire (1A) 1B, 2; classes Lhm/Lrm = 1-4; classes Lgm/Etm = 1-3 :

★ gousses indéhiscentes à tardivement déhiscentes :

■ involucelle basal ou situé dans la moitié inférieure du pédoncule; graines généralement non déformées :

□ graines de type I; Lc2m/lcm = 1,2-1,3; fleurs de couleur jaune à jaune pâle :

◇ glomérules axillaires solitaires à fasciculés; absence d'albumen; myrmécophilie possible :

⊕ gousses plus ou moins constrictées, 5 à 10 fois moins larges que longues; présence de stipelles; funicules A1a, A2; espèce indo-africaine :

..... *A. nilotica*

◒ modes de succession foliaire 1A, 1B; gousses très constrictées, blanches tomenteuses :

..... *A. nilotica* subsp. *indica*

◒ mode de succession foliaire 2 dominant; gousses faiblement constrictées ou non constrictées, brunâtres :

● gousses mûres glabres ou presque :

..... *A. nilotica* subsp. *kraussiana*

● gousses mûres plus ou moins velues :

..... *A. nilotica* subsp. *adstringens*

⊕ gousses non constrictées, 4 à 5 fois moins larges que longues; stipelles nulles; funicules B1a, B2; espèce africaine :

..... *A. hebeclada*

◇ glomérules en panicules terminales; albumen épais; espèce asiatique non myrmécophile;
gousses non constrictées ou très faiblement constrictées, 8 à 12 fois moins larges que longues environ :

..... *A. leucophloea*

□ graines de type IIa; Lc2m/lcm = 1,6; fleurs à corolle rougeâtre; fleurs en glomérules axillaires; présence d'albumen; espèce non myrmécophile; gousses constrictées, 4 à 6 fois moins larges que longues; espèce africaine :

..... *A. kirkii* subsp. *kirkii*

■ involucelle apical à subapical; graines parfois déformées; graines de types I, Ia; Lc2m/lcm = 1,4-1,6; gousses 3 à 7 fois moins larges que longues :

□ fleurs de couleur blanchâtre ou jaune pâle; folioles de 2 à 3 mm de long, jamais translucides à leur extrémité; funicules B1a, B2; albumen absent; Lecm/Lgm compris entre 0,80 et 0,90; espèce africaine :

..... *A. sieberana*

◇ fruits densément pubescents quand ils sont jeunes, plus légèrement quand ils sont vieux; modes de succession foliaire 1A, 1B dominants :

..... *A. sieberana* var. *woodii*

◇ fruits glabres ou presque, même jeunes; mode de succession foliaire 2 dominant :

..... *A. sieberana* var. *villosa*

□ fleurs de couleur jaune à jaune orangée; folioles de 1-2 mm de long; quelques folioles proximales à extrémité translucide; funicule A1a; albumen épais; Lecm/Lgm voisin de 0,65; espèce américaine :

..... *A. pennatula*

★ gousses déhiscentes :

■ fleurs en épis cylindriques axillaires, solitaires ou fasciculés :

□ involucelle basal; mode de succession foliaire 2; glandes foliaires apparaissant tardivement (après le stade 10e feuille); adulte à épines stipulaires développées :

◇ fleurs de couleur jaune; gousses 10 fois moins larges que longues environ; Lc2m/lcm = 1,9; folioles vernissées à nervures tertiaires apparentes à la face inférieure; graines sans albumen, à funicule A1a, à écusson moyen (Lecm/Lgm voisin de 0,55), de type Ic; 1 paire de pennes; 2-6 paires de folioles; espèce américaine :
..... *A. amentacea*

◇ fleurs de couleur crème à blanche; gousses 2 à 4 fois moins larges que longues; Lc2m/lcm = 1,1-1,2; folioles non vernissées à nervures tertiaires non apparentes à la face inférieure; graines à albumen peu épais, à funicule B1a et petit écusson (Lecm/Lgm compris entre 0,20 et 0,35) :

⊕ graines de type IIIa; (3) 6-15 paires de pennes; 10-28 paires de folioles; épines stipulaires non renflées à la base; spinescence stipulaire généralement après le stade 10e feuille; stipelles présentes; gousses droites à faiblement falciformes; classe Lhm/Lrm = 4; espèce africaine :
..... *A. lahai*

⊕ graines de type II; 2-6 paires de pennes; 5-12 paires de folioles; épines stipulaires renflées à la base; spinescence stipulaire dès les stades 3e et 4e feuilles; stipelles nulles; gousses nettement falciformes; classe Lhm/Lrm = 2; espèce indo-africaine :
..... *A. horrida*

□ involucelle apical à subapical; mode de succession foliaire 1B; glandes foliaires précoces (dès les stades 3e et 4e feuilles); adulte à épines stipulaires non développées;
fleurs de couleur blanc-jaunâtre; gousses 8 à 9 fois moins larges que longues; espèce américaine :
..... *A. coulteri*

■ fleurs en épis ovoïdes courts, axillaires fasciculés; involucelle apical à subapical; fleurs de couleur jaune; gousses 4 à 5 fois moins larges que longues environ; espèce africaine :
..... *A. dolichocephala*

■ fleurs en glomérules; involucelle médian ou situé dans la moitié inférieure du pédoncule :

□ glomérules en panicules terminales; graines de type IV; gousses 5 à 8 fois moins larges que longues; espèce africaine :
..... *A. macrothyrsa*

□ glomérules axillaires solitaires à fasciculés (légèrement paniculés chez *A. karroo*); graines de types divers : I, Ia, Id, II, IIa, IIb, III :

◇ gousses en moyenne 8 à 25 fois moins larges que longues, le plus souvent constrictées (sauf chez *A. gerrardii*), généralement falciformes (à tordues spiralées chez *A. tortilis*); nombre de paires de pennes inférieur à 15 :

⊕ petit écusson séminal (Lecm/Lgm inférieur à 0,20); Lgm = 4,9-5,5 mm; téguments séminaux marbrés; espèces américaines :

◒ graines de type IIa; Lecm/Lgm voisin de 0,15; modes de succession foliaire 1B, 2; 4-9 paires de pennes; folioles pubérulentes peu ou non visqueuses :
..... *A. constricta*

◒ graines de type Id; Lecm/Lgm voisin de 0,05; modes de succession foliaire 1A, 1B; 1-2 paires de pennes; folioles glabres très visqueuses :
..... *A. vernicosa*

⊕ grand écusson séminal (Lecm/Lgm compris entre 0,60 et 0,75); Lgm = (4,9) 5,6-10,6 mm; téguments séminaux non marbrés; espèces africaines :

◒ gousses tordues spiralées; classe Lgm/Etm = 1 :
..... *A. tortilis*

● rameaux jeunes et feuilles glabres à subglabres :
..... *A. tortilis*
subsp. *raddiana* var. *raddiana*

● rameaux jeunes, pétioles et rachis des feuilles pubescents :
..... *A. tortilis*
subsp. *heteracantha*

◒ gousses falciformes; classes Lgm/Etm = 2-3 :

● fleurs de couleur jaune; présence de stipelles :

○ spinescence stipulaire tardive (après le stade 10e feuille); présence d'un albumen très peu épais :

⊖ surface corticale non poudreuse après disparition de l'écorce; graines de type IIb :
..... *A. hockii*

⊖ surface corticale poudreuse après disparition de l'écorce; graines de type Ia :
..... *A. seyal*

× myrmécophilie possible :
..... *A. seyal*
var. *fistula*

× pas de myrmécophilie :
..... *A. seyal*
var. *seyal*

○ spinescence stipulaire avant le stade 10e feuille; albumen absent :
..... *A. karroo*

● fleurs de couleur blanchâtre;
gousses faiblement constrictées ou parfois non constrictées; spinescence stipulaire avant le stade 10e feuille; albumen absent :

○ présence de stipelles; mode de succession foliaire 2; myrmécophilie :
..... *A. drepanolobium*

○ stipelles nulles; modes de succession foliaire (1A) 1B, 2; espèce non myrmécophile :
..... *A. gerrardii*
var. *gerrardii*

◇ gousses en moyenne 3 à 7 (8) fois moins larges que longues (sauf cas particuliers à gousses plus étroites chez *A. robusta*), non constrictées, droites à faiblement falciformes :

⊕ nombre de paires de pennes généralement supérieur à 15; classe Lgm/Etm = 1;
funicule B1a :

◒ fleurs rougeâtres (corolle et calice); Lecm/Lgm voisin de 0,80; graines de type Ia; espèce africaine :
..... *A. abyssinica* subsp. *calophylla*

◒ fleurs blanchâtres; Lecm/Lgm compris entre 0,55 et 0,75 :

● graines de type II; classe Lhm/Lrm = 2; modes de succession foliaire 1B, 2; nervation primaire seule apparente à la face inférieure des folioles; espèce africaine :
..... *A. rehmanniana*

● graines de type IIa; classe Lhm/Lrm = 4; mode de succession foliaire 2; nervation primaire et secondaire apparentes à la face inférieure des folioles; espèce australienne :
..... *A. bidwilli*

⊕ nombre de paires de pennes inférieur à 10; classe Lgm/Etm = 2;
classe Lhm/Lrm = 3; fleurs blanchâtres; espèces africaines :

◒ graines de type II; funicules A2, B2; Lecm/Lgm voisin de 0,70; modes de succession foliaire 1A, 1B; présence de stipelles; nervation primaire et secondaire apparentes à la face inférieure des folioles; spinescence stipulaire avant le stade 10e feuille :
..... *A. robusta*

◒ graines de type III; funicule C1; Lecm/Lgm voisin de 0,50; mode de succession foliaire 2 dominant; stipelles nulles; nervation primaire seule apparente à la face inférieure des folioles; spinescence stipulaire après le stade 10e feuille :
..... *A. luederitzii* var. *retinens*

SOUS-GENRE HETEROPHYLLUM

Section **HETEROPHYLLUM**

Phyllodes à nervation parallèle; espèces australiennes ou d'îles des océans Indien et Pacifique :

A. inflorescences en épis (tendance ovoïde chez les *A. coolgardiensis* et *graciliformis*) :

s/s sect. SPICIFERAE

★ spinescence stipulaire; hélices foliaires surnuméraires; cotylédons non auriculés pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; 1re feuille à 4-5 p.f.;

fleurs fréquemment tétramères; funicules D8bc; cotylédons sessiles; gousses étroites (largeur = 1/20 longueur environ) :
..... *A. oxycedrus*

★ pas de spinescence stipulaire; 2 hélices foliaires; cotylédons auriculés ne persistant généralement pas au-delà du stade 7e feuille; 1re feuille à (1) 2-3 (4) p.f. :

■ phyllodes non articulés sur la tige de l'adulte, en continuité avec les ailes de celle-ci (phyllocladisation); stipules devenant filiformes au cours de l'ontogénie;
fleurs fréquemment tétramères; funicules D8 b(c); cotylédons pétiolés; gousses étroites (largeur = 1/20 longueur environ) :
..... *A. triptera*

■ phyllodes articulés sur la tige (tige non phyllocladisée); stipules toujours munies d'un limbe;
fleurs tétramères ou pentamères; funicules C3 et D8 bc(d); cotylédons pétiolés ou sessiles :

□ gousses larges à moyennement larges (largeur supérieure en moyenne au 1/10 de la longueur);
poils glanduleux souvent nombreux; Lecm/Lgm = 0,10-0,25 :

◇ phyllodes à section linéaire; Lc2m/lcm = 1,5-1,7; gousses larges (largeur = 1/2 à 1/5 longueur environ) :

⊕ graines de forme IIa, souvent marbrées; Lgm voisine de 4,5 mm; funicules D8 bcd; pétiole cotylédonaire très court à subnul; mode de succession foliaire 2; stipules uninervées; phyllodes à 17-37 nervures;
..... *A. kempeana*

⊕ graines de forme III, non marbrées; Lgm voisine de 8,3 mm; funicule C3; pétiole cotylédonaire développé; mode de succession foliaire 1B dominant; stipules passant par un stade trinervé; phyllodes à 5-7 nervures;
..... *A. craspedocarpa*

◇ phyllodes à section épaisse subelliptique oblongue; Lc2m/lcm voisin de 2,0; gousses moyennement larges (largeur = 1/6-1/9 longueur environ);
funicule C3 :

⊕ mode de succession foliaire 1B; 1re feuille à 3-4 p.f.; phyllodes à 7-11 nervures primaires, de 4 à 5 cm de long; gousses de 8 à 11 cm de long; classe Lhm/Lrm = 2 :
..... *A. grasbyi*

⊕ mode de succession foliaire 2; 1re feuille à 2 p.f; phyllodes à 13 nervures et plus, de 5 à 12,5 cm de long environ; gousses de 2 à 8 cm de long; classe Lhm/Lrm = 5 :
..... *A. brachystachya*

□ gousses étroites (largeur en moyenne inférieure au 1/10 de la longueur, pouvant atteindre 1/20 à 1/30 de la longueur) :

◇ phyllodes à section linéaire; Lgm comprise entre 4,0 et 5,0 mm;

⊕ poils glanduleux épars nombreux; pétiole cotylédonaire net; classe Lgm/Etm = 4; stipules passant par un stade pentanervé; phyllodes à 23-29 nervures primaires; grai-

nes de forme Ic; Lecm/Lgm voisin de 0,65; funicules D8 b(c); fleurs pentamères : ..... *A. doratoxylon*

⊕ poils glanduleux à l'aisselle des feuilles seulement; pétiole cotylédonaire très court, subnul à nul; classe Lgm/Etm = 2; funicule D8 b :

◒ stipules passant par un stade trinervé; phyllodes étroits à 7-11 nervures primaires; graines de forme Ia; Lecm/Lgm voisin de 0,20; classe Lhm/Lrm = 2; Lc2m/lcm voisin de 2,0; fleurs pentamères : ..... *A. acuminata*

◒ stipules pouvant passer par un stade binervé; phyllodes généralement larges à 2-5 nervures primaires; graines de forme Ib; Lecm/Lgm voisin de 0,80; classe Lhm/Lrm = 5; Lc2m/lcm de l'ordre de 2,5; fleurs presque toujours tétramères : ..... *A longifolia*

◇ phyllodes de l'adulte à section épaisse, subelliptique oblongue ou fortement nervurée (*A. gracilifolia*); Lgm comprise entre 2,0 et 4,0 mm; poils glanduleux épars généralement nombreux; pétiole cotylédonaire subnul à nul; classes Lgm/Etm = 2-3; funicule D8 b :

⊕ stipules pouvant passer par un stade trinervé; phyllodes à 3 nervures primaires; graines de forme Id; Lecm/Lgm voisin de 0,10; hypocotyle glabre; 1re feuille à (1) 2 p.f.; fleurs pentamères : ..... *A. coolgardiensis*

⊕ stipules uninervées; phyllodes à 2 nervures primaires; graines de forme Ib; Lecm/Lgm voisin de 0,65; hypocotyle poilu; 1re feuille à 3 p.f.; fleurs tétramères : ..... *A. gracilifolia*

B. inflorescences en glomérules : s/s sect. GLOBIFERAE

stipules non spinescentes; phyllodes situés sur deux hélices foliaires.

★ funicules A1b, B1 (a)b, (C3); cotylédons sessiles :

■ phyllodes à section linéaire, falciformes, à 5-11 nervures; phyllodinisation réalisée au plus tôt entre les 10e et 20e feuilles, souvent retardée au-delà de la 20e feuille (mélange possible de phyllodes et de feuilles bipennées après phyllodinisation complète chez *A. koa* et *A. heterophylla*); glomérules en grappes axillaires, parfois solitaires (*A. peuce*) à paniculées (*A. heterophylla*); graines de formes IIa, IIb; Lecm/Lgm = 0,65-0,85; classes Lgm/Etm = 1-2;

□ présence possible d'albumen; graines de forme IIb; Lecm/Lgm = 0,80-0,85; stipules passant par un stade à 3-4 nervures; nombre maximum de paires de pennes = 9; nombre maximum de paires de folioles = 27 ;

◇ Lgm voisine de 6,0 mm; funicules B1 (a)b; modes de succession foliaire (1B)2; pétales libres; gousses de 5,5 à 9 cm de long ..... *A. heterophylla*

◇ Lgm voisine de 10,0 mm; funicule A1b; mode de succession foliaire 1B; pétales unis sur la moitié de leur longueur environ; gousses de 15 cm de long environ :
..... *A. koa*

□ albumen absent; graines de forme IIa; Lecm/Lgm voisin de 0,65; stipules généralement uninervées, parfois binervées; nombre maximum de paires de pennes = 1; nombre maximum de paires de folioles = 8;
funicules B1b, C3 :
..... *A. stenophylla*

■ phyllodes à section subrectangulaire (sur l'adulte du moins), linéaires, à 3 nervures primaires; phyllodinisation précoce et brutale, au plus tard réalisée au stade 3e feuille; glomérules axillaires généralement isolés; graines de forme IVa; Lecm/Lgm voisin de 0,10; classe Lgm/Etm = 4;
funicule A1b :
..... *A. peuce*

★ funicules B3, D2, D5, D6;
cotylédons sessiles ou pétiolés :

■ phyllodes de l'adulte à section linéaire, de largeur ⩾ 0,5 cm; cotylédons ne persistant pas au-delà du stade 6e feuille; Lecm/Lgm = 0,65-0,80; gousses moyennement larges (largeur = 1/5-1/10 longueur environ) :

□ funicule B3; graines de forme IIa; classe Lhm/Lrm = 4; 1re feuille à 2 p.f.; phyllodinisation brutale et très précoce (3e feuille au maximum); glomérules solitaires à fasciculés; Lc2m/lcm = 1,5;
pétiole cotylédonaire court à subnul :
..... *A. confusa*

□ funicule D6; graines de forme Ia; classe Lhm/Lrm = 6; 1re feuille à 3-6 p.f.; phyllodinisation après le stade 4e feuille; glomérules en courtes grappes axillaires (parfois solitaires chez *A. cyclopis*); Lc2m/lcm = 2,1-2,5 :

◇ cotylédons pétiolés, ne persistant pas au-delà du stade 3e feuille; phyllodinisation réalisée avant la 10e feuille; phyllodes oblongs, presque droits, à 5-7 nervures primaires; fleurs jaunes; Lgm de l'ordre de 6,0 mm :
..... *A. cyclopis*

◇ cotylédons sessiles, pouvant persister jusqu'au stade 6e feuille environ; phyllodinisation tardive, réalisée au-delà du stade 10e feuille (retours possibles au stade bipenné); phyllodes lancéolés falciformes à 3-5 nervures primaires; fleurs crèmes à jaunes pâles; Lgm voisine de 4,5 mm :
..... *A. melanoxylon*

■ phyllodes de l'adulte à section subrectangulaire à sublosangique, de largeur ⩽ à 0,2 cm; cotylédons pouvant persister au-delà du stade 15e feuille; Lecm/Lgm inférieur à 0,60; gousses étroites (largeur généralement < 1/10 longueur) :

□ funicule D2; présence possible d'albumen; Lgm voisine de 6,5 mm; graines de forme Ib; Lecm/Lgm voisin de 0,55; Lc2m/lcm compris entre 2,0 et 2,5; pétiole cotylédonaire court à subnul; mode de succession foliaire 2; stipules passant par

un stade trinervé; phyllodes non fasciculés; glomérules en grappes courtes ou solitaires :
..... *A. calamifolia*

□ funicule D5; absence d'albumen; Lgm voisine de 4,0 mm; graines de forme Ia; Lecm/Lgm = 0,15; Lc2m/lcm voisin de 1,5; pétiole cotylédonaire bien développé; mode de succession foliaire 1B dominant; stipules uninervées; réunion possible des phyllodes de 2e ordre en fascicules à l'aisselle des phyllodes de 1er ordre; glomérules axillaires isolés ou par paires :
..... *A. tetragonophylla*

★ funicules D8 abcd;
cotylédons à pétiole de longueur variable; gousses étroites (largeur généralement < 1/10 longueur) :

■ phyllodes à section épaisse, subelliptique à subelliptique oblongue (au moins à la base chez *A. sowdeni*); phyllodinisation réalisée avant le stade 6e feuille; poils glanduleux nuls ou rares; nombre maximum de paires de folioles de la plantule = 3 (4); Lecm/Lgm ⩽ 0,60; Lc2m/lcm de l'ordre de 1,9; glomérules axillaires par 2 ou 3 :

□ Lecm/Lgm de l'ordre de 0,60; cotylédons persistant jusqu'au stade 8e feuille et au-delà; graines de forme Ia; pétiole cotylédonaire très court à subnul; phyllodes de 1,5 à 3,7 cm de long, à 5-7 nervures;
funicules D8 b(c) :
..... *A. farinosa*

□ Lecm/Lgm de l'ordre de 0,25; graines de forme IIa; pétiole cotylédonaire développé; cotylédons ne persistant pas au-delà du stade 4e feuille; phyllodes de 6-8 cm de long, à 9-13 nervures;
funicules D8 ab :
..... *A. sowdeni*

■ phyllodes à section linéaire; phyllodinisation réalisée après le stade 10e feuille (retours possibles au stade bipenné chez *A. implexa*); poils glanduleux épars denses à moyennement denses; nombre maximum de paires de folioles du jeune arbre ⩾ 9; Lecm/Lgm = 0,75-0,80; Lc2m/lcm compris entre 2,1 et 2,8;

□ glomérules en grappes axillaires courtes; Lgm de l'ordre de 5,5 mm; 1re feuille à (4) 5-7 p.f.; stipules uninervées; phyllodes à 8-14 nervures;
funicules D8 bcd :
..... *A. implexa*

□ glomérules axillaires isolés ou par deux; Lgm compris entre 3,5 et 4,5 mm; 1re feuille à 2-4 (5) p.f.;
funicules D8 b(c) :

◇ stipules à 1 (2) nervures; phyllodes rigides à 3 (4) nervures; calice égalant la moitié de la corolle; classe Lhm/Lrm = 2 :
..... *A. elongata*

◇ stipules à 1-3 nervures; phyllodes peu rigides à 7-9 nervures; calice de longueur inférieure à la moitié de la corolle; classe Lhm/Lrm = 4 :
..... *A. subporosa*

Section **UNINERVEA**
(s/s sect. MIXTAE)

Phyllodes penninervés ou feuilles bipennées; inflorescences en glomérules, exceptionnellement en épis (*A. verticillata*); espèces australiennes :

A. phyllodes situés sur plus de deux hélices foliaires (hélices foliaires surnuméraires);
stipules peu à peu dépourvues de limbe, non spinescentes :

★ inflorescences en glomérules :

■ stipules toujours uninervées; gousses de largeur = 1/10 de la longueur environ; Lgm voisine de 3,5 mm; Lecm/Lgm = 0,65; classe Lgm/Etm = 1; graines marbrées;
glomérules isolées; funicule A1b :
..... *A. ulicifolia*

■ stipules passant par un stade trinervé; gousses de largeur = 1/3 de la longueur environ; Lgm comprise entre 4,5 et 5,0 mm; Lecm/Lgm = 0,50-0,55; classes Lgm/Etm = 2-3; graines non marbrées;

□ glomérules racémeux; funicules D8 b(c); pétiole cotylédonaire court à nettement développé; cotylédons pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; 1ers phyllodes au moins aussi longs que les plus longs pétioles des feuilles bipennées précédentes; nombreux poils glanduleux épars :
..... *A. rossei*

□ glomérules isolés; funicule D1; pétiole cotylédonaire très court à subnul; cotylédons ne persistant pas au-delà du stade 5e feuille; 1ers phyllodes plus courts que les plus longs pétioles des feuilles bipennées précédentes; poils glanduleux rares (aisselle des feuilles et pennes) :
..... *A. conferta*

★ inflorescences en épis; stipules passant par un stade pentanervé; gousses de largeur voisine du 1/10 de la longueur; Lgm voisine de 4,0 mm; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,80; classe Lgm/Etm = 2; funicule D8 b :
..... *A. verticillata*

B. phyllodes ou feuilles bipennées situés sur deux hélices foliaires :

★ stipules spinescentes;
espèces à phyllodes; funicules D8 (a)b(c, d);

■ albumen possible; classes Lhm/Lrm = 2-3; Lecm/Lgm = 0,10-0,20; classe Lgm/Etm = 1; cotylédons persistant jusqu'au stade 2e feuille; glomérules axillaires solitaires ou par deux;

□ absence d'auricules cotylédonaires (ou très courte fente parfois); mode de succession foliaire 2; phyllodinisation tardive (entre les stades 30e et 40e feuille) et retour possible au stade bipenné; phyllode lancéolé falciforme parfois linéaire, non terminé en pointe; grappes terminales de glomérules possibles; graines marbrées :
..... *A. victoriae*

□ présence d'auricules cotylédonaires; mode de succession foliaire 1B; phyllodinisation réalisée avant le stade 12e feuille; phyllode elliptique transversal, plus large que long, terminé

par une pointe épineuse; pas de grappes terminales de glomérules; graines non marbrées :
..... *A. strongylophylla*

■ albumen absent; classe Lhm/Lrm = 5; Lecm/Lgm voisin de 0,75; classe Lgm/Etm = 2; cotylédons pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; glomérules axillaires solitaires;
cotylédons auriculés; mode de succession foliaire 2; phyllodinisation réalisée avant la 10e feuille; phyllode semi-ovale à lancéolé falciforme; graines non marbrées :
..... *A. armata*

★ stipules limbées non spinescentes :

■ cotylédons non auriculés (ou très courte fente chez *A. ligulata*); espèces à phyllodes;
albumen absent; classes Lhm/Lrm = 3,5; classe Lgm/Etm = 2;

□ Lecm/Lgm voisin de 0,65; funicule D8 b; cotylédons ne persistant guère au-delà du stade 3e feuille; modes de succession foliaire 1B, 2; 1re feuille à 3-4 p.f.; phyllodes linéaires symétriques; glomérules isolés ou en grappe courte; gousses droites à faiblement falciformes;
stipules à 1-3 nervures :
..... *A. ligulata*

□ Lecm/Lgm voisin de 0,35; funicule D1; cotylédons pouvant persister jusqu'au stade 8e-9e feuille; mode de succession foliaire 2 dominant; 1re feuille le plus souvent à 2 p.f.; phyllodes dissymétriques, se terminant par une pointe; glomérules isolés à fasciculés; gousses tordues;
stipules à 1-2 nervures :

◇ graines de forme Ia; phyllodes obovales à orbiculaires, à nervure accessoire possible :
..... *A. rotundifolia*

◇ graines de forme Ib; phyllodes oblongs à légèrement falciformes, sans nervure accessoire :
..... *A. acinacea*

■ cotylédons auriculés (ou tendance plus ou moins prononcée à l'absence d'auricules chez les *A. baileyana* et *cardiophylla*, espèces à adultes bipennés); espèces à phyllodes ou feuilles bipennées :

□ funicules A1b, B1b; présence possible d'albumen; classe Lhm/Lrm = 2; classe Lgm/Etm = 1; graines marron foncé;
espèce à phyllodes; glomérules en grappes axillaires :
..... *A. graffiana*

□ funicules D1-D4, D8; absence d'albumen; classes Lhm/Lrm = 3-8; classes Lgm/Etm = (1) 2-3 (4); graines noirâtres dans la plupart des espèces; espèces à phyllodes ou feuilles bipennées; glomérules axillaires solitaires, fasciculés ou en grappes :

◇ funicules D1 (D4) :

⊕ glomérules en grappes axillaires et parfois terminales; funicule D1 :

◒ adultes à glandes foliaires nidiformes ou disciformes **(Disconidae) :**
espèces à feuilles bipennées ou à phyllodes;

● adultes à feuilles bipennées :
○ cotylédons auriculés (lobes souvent non entièrement dissociés) ; paire proximale de pennes légèrement plus courte que la paire distale ou de longueur analogue à celle-ci ; généralement 6 paires de pennes au maximum :
⊖ pétiole s'allongeant nettement au cours de l'ontogénie :
× tendance nette à la phyllodinisation ; folioles atteignant 2,5 cm de long, étroitement linéaires, à face inférieure de couleur analogue à la face supérieure ; stipules pouvant passer par un stade binervé ; une seule glande pétiolaire ; Lc2m/lcm = 2,3 ; graines de forme Ic : ..... *A. muellerana*
× pétiole de la feuille adulte à légère saillie longitudinale adaxiale possible ; folioles pouvant atteindre 8 cm de long, lancéolées, à face inférieure plus pâle que la face supérieure ; stipules uninervées ; 2 glandes pétiolaires possibles ; Lc2m/lcm = 1,6 ; graines de forme Ia : ..... *A. elata*
⊖ pétiole de longueur substable à peu variable au cours de l'ontogénie :
× Lc2m/lcm voisin de 2,0 ; stipules toujours uninervées ; Lgm voisine de 5,0 mm ; Lecm/Lgm voisin de 0,55 ; classe Lhm/Lrm = 7 ; classe Lgm/Etm = 2 ; graines de forme Ia ; écusson séminal fermé : ..... *A. botrycephala*
× Lc2m/lcm voisin de 2,5 ; stipules passant par un stade plurinervé ; Lgm comprise entre 6,0 et 6,5 mm ; Lecm/Lgm voisin de 0,75 ; classe Lhm/Lrm = 4 ; classe Lgm/Etm = 3-4 ; écusson séminal ouvert :
∅ graines de forme Ib ; stipules à 1-5 nervures ; feuilles légèrement pubescentes : ..... *A. polybotrya*
∅ graines de forme Ic ; stipules à 1-2 nervures ; feuilles glabres : ..... *A. spectabilis*
○ cotylédons très faiblement auriculés ou, à la limite, non auriculés ; paire proximale de pennes en général nettement plus courte que la paire distale ; 12-15 paires de pennes ; pétiole tendant à se raccourcir nettement au cours de l'ontogénie : ..... *A. cardiophylla*

● adultes à phyllodes (nervation pennée) :
○ phyllodes courts, de longueur généralement inférieure à 5 cm;
⊖ gousses larges à moyennement larges (largeur généralement supérieure au 1/10 de la longueur); classes Lhm/Lrm = 5-7 :
× Lecm/Lgm compris entre 0,50 et 0,65; 1re feuille à (2) 3-5 p.f.; stipules passant par un stade trinervé :
∅ Lgm de l'ordre de 5,5 à 6,0 mm; graines de forme Ia; classes Lgm/Etm = 1-2; Lc2m/lcm = 1,8-2,1; écusson séminal fermé (très rarement ouvert chez *A. vestita*) :
— phyllodes glabres, dépassant rarement 2,5 cm de longueur; 20-50 fleurs par glomérule; grappes de 2-5 glomérules, généralement plus courtes que les phyllodes; classe Lhm/Lrm = 7 :
..... *A. brachybotrya*
— phyllodes poilus ne dépassant généralement pas 1,5 cm de longueur; 10 à 20 fleurs par glomérule; nombreux glomérules en grappes axillaires plus longues que les phyllodes et en panicules terminales; classe Lhm/Lrm = 5 :
..... *A. vestita*
∅ Lgm voisine de 4,5 mm; graines de forme I b; classe Lgm / Etm = 3; Lc2m/lcm = 2,5; écusson séminal le plus souvent ouvert :
..... *A. cultriformis*
× Lecm/Lgm compris entre 0,65 et 0,75; 1re feuille à 5-8 p.f.; stipules passant par un stade pentanervé ou toujours uninervées :
∅ phyllodes ovales à obovales lancéolés; stipules à 1-5 nervures; 2 glandes possibles sur le phyllode; grappes de glomérules beaucoup plus longues que les phyllodes; nombreuses fleurs par glomérule; gousses de 2,0 à 2,5 cm de large :
..... *A. podalyriaefolia*
∅ phyllodes linéaires à linéaires lancéolés; stipules uninervées; une seule glande sur le phyllode; grappes de glomérules plus courtes que les phyllodes ou les dépassant à peine; 8-12 fleurs par glomérule; gousses de 0,8 à 1,2 cm de large :
..... *A. linifolia*

⊖ gousses étroites (largeur inférieure au 1/10 de la longueur); classe Lhm/Lrm = 4 :
× phyllode de 2,5 à 5 cm de long; stipules uninervées; très court pétiole cotylédonaire possible; une seule glande sur le phyllode; 20 fleurs environ par glomérule :
..... *A. decora*
× phyllode de longueur < 2,5 cm; stipules à 1-4 nervures; 2 glandes possibles sur le phyllode; pétiole cotylédonaire nul; 8-12 fleurs par glomérule :
..... *A. buxifolia*

○ phyllodes longs, de longueur généralement comprise entre 5 et 20 cm; gousses étroites (largeur généralement inférieure au 1/10 longueur) :
⊖ mode de succession foliaire 1B; Lc2m/lcm = 2,8; graine marron foncé à marron clair; classe Lhm/Lrm = 4 :
..... *A. saligna*
⊖ mode de succession foliaire 2 dominant :
× Lc2m/lcm = 1,9; graine marron foncé à rougeâtre; classe Lhm/Lrm = 5; grappes de glomérules préalablement enfermées dans de larges bractées; stipules à 1-3 nervures :
..... *A. iteaphylla*
× Lc2m/lcm = 2,3 - 2,4; graine noirâtre; classe Lhm/Lrm = 6; grappes de glomérules non préalablement enfermées dans de larges bractées :
∅ 1re feuille à 3-4 p.f.; stipules passant par un stade à 5 ou 9 nervures; graines de forme Ib :
— stipules à 1-5 nervures; très court pétiole cotylédonaire possible; Lgm voisine de 6,5 mm; Lecm/Lgm voisin de 0,55 :
..... *A. microbotrya*
— stipules à 1-9 nervures; cotylédons sessiles; Lgm voisine de 5,5 mm; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,65:
..... *A. pycnantha*
∅ 1re feuille à 5-6 p.f.; stipules à 1 (2) nervures; graines de forme IIa :
..... *A. falciformis*

◒ adultes à glandes foliaires urcéolées **(Urceolae)**; espèces à feuilles bipennées :
● cotylédons auriculés (lobes souvent non entièrement dissociés); paire proximale de pennes légèrement plus courte que la paire distale ou de longueur analogue à celle-ci; pétiole de longueur

substable ou peu variable au cours de l'ontogénie; Lc2m/lcm = 1,8-2,2; graines de formes Ia, Ib; Lgm = 4,0-5,5 mm; classes Lhm/Lrm = 4-5; classe Lgm/Etm = 2 :

○ une glande foliaire située à l'insertion des paires de pennes, parfois dans l'interpenne :

⊖ folioles poilues, de 1,5 à 5 mm de long; jeunes tiges peu anguleuses à pubérulence très sensible :

× feuillage argenté; jeunes pousses de couleur blanche, jaune crème ou marron; gousses bleuâtres :
..... *A. dealbata*

× feuillage vert; jeunes pousses de couleur jaune à orangée; gousses noirâtres :
..... *A. irrorata*

⊖ folioles glabres ou faiblement pubescentes sur les marges, de 5 à 12 mm de long; jeunes tiges anguleuses, à pubérulence peu sensible :
..... *A. decurrens*

○ 2 glandes foliaires possibles dans les interpennes ou 1 glande au niveau de l'insertion des pennes et une autre dans l'interpenne (parfois absentes dans quelques interpennes chez *A. leucoclada* subsp. *argentifolia*) :

⊖ glandes foliaires saillantes, bien visibles; jeunes pousses dorées :

× rameaux veloutés tomenteux à poils grisâtres étalés, légèrement emmêlés; 9 à 20 paires de pennes; graines de forme Ia :
..... *A. mearnsii*

× rameaux recouverts de poils grisâtres courts et serrés ou presque glabres; (1) 3-6 (8) paires de pennes; graines de forme Ib :
..... *A. deanei*

⊖ glandes foliaires très peu saillantes, à peine visibles; jeunes pousses argentées :
..... *A. leucoclada* subsp. *argentifolia*

● cotylédons très faiblement auriculés ou, à la limite, non auriculés; paire proximale de pennes nettement plus courte que la paire distale; pétiole tendant à se raccourcir nettement au cours de l'ontogénie; Lc2m/lcm = 2,7; graines de forme Ic; Lgm voisine de 6,0 mm; classe Lhm/Lrm = 6; classe Lgm/Etm = 3 :
..... *A. baileyana*

⊕ glomérules solitaires axillaires; espèces à phyllodes;

◒ funicule D1; graines de forme IIa; Lecm/Lgm voisin de 0,55; classe Lhm/Lrm = 5; phyllodes ovales à orbiculaires; poils tecteurs non portés par des tubercules; gousses légèrement falciformes :
..... *A. undulifolia*

◒ funicule D4; graines de forme Ia; Lecm/Lgm voisin de 0,75; classe Lhm/Lrm = 8; phyllodes falciformes; poils tecteurs portés par de courts tubercules; gousses ovales à légèrement oblongues :
..... *A. hispidula*

◇ funicules D2, D3;
glomérules en grappes axillaires; espèces à phyllodes :

⊕ classe Lhm/Lrm = 4; Lecm/Lgm voisin de 0,40; funicules D2, D3; graines de forme Ia; pétiole cotylédonaire très court à subnul; phyllodinisation réalisée avant la 6e feuille :
..... *A. notabilis*

⊕ classe Lhm/Lrm = 6; Lecm/Lgm compris entre 0,45 et 0,80; funicule D3; graines de formes Ib, IIa; pétiole cotylédonaire subnul à nul; phyllodinisation réalisée à partir de la 6e feuille :

◒ écusson séminal fermé; Lecm/Lgm compris entre 0,45 et 0,65; phyllodinisation réalisée avant le stade 11e feuille; stipules à 1-6 nervures :

● Lc2m/lcm = 1,6; graines de forme IIa; phyllodes ovales oblongs, courts (atteignant 2,5 cm de long) :
..... *A. wattsiana*

● Lc2m/lcm = 2,0; graines de forme Ib; phyllodes oblongs lancéolés, longs (atteignant 15 cm de long) :
..... *A. retinodes*

◒ écusson séminal ouvert; Lecm/Lgm de l'ordre de 0,75; phyllodinisation très tardive; stipules à une nervure; Lc2m/lcm = 2,4 :
..... *A. rubida*

◇ funicules D8 abcd;
espèces à phyllodes :

⊕ glomérules en grappes axillaires d'abord enfermées dans des bractées écailleuses; pétiole cotylédonaire court à nettement développé; phyllodes sans nervure accessoire; pas de poils glanduleux épars; phyllodinisation se réalisant entre les stades 7e et 12e feuilles; graines de couleur noirâtre; funicules D8 bcd; gousses larges (largeur = 1/2 longueur environ) :
..... *A. suaveolens*

⊕ glomérules axillaires solitaires à fasciculés, non préalablement enfermés dans des bractées; pétiole cotylédonaire subnul à nul, parfois court chez *A. dodonaeifolia;* phyllodes à nervure accessoire ou parfois à 2 nervures primaires chez *A. stricta;* nombreux poils glanduleux épars (surfaces gluantes); phyllodinisation se réalisant avant le stade 7e feuille; graines de couleur marron foncée; funicule D8 b; gousses moyennement larges à étroites (largeur = 1/6-1/15 longueur environ) :

◒ phyllodes à une nervure accessoire; stipules le plus souvent uninervées; glomérules solitaires ou par 2;
  ● cotylédons ne persistant pas au-delà du stade 6e feuille; phyllodes de 6 à 10 cm de longueur; Lgm voisine de 5,0 mm; Lecm/Lgm = 0,70; graines de forme IIb; classe Lhm/Lrm = 5 :
  ..... *A. dodonaeifolia*
  ● cotylédons pouvant persister au-delà du stade 30e feuille; phyllodes de 0,4 à 1,0 cm de longueur; Lgm voisine de 4,0 mm; Lecm/Lgm voisin de 0,45; graines de forme Ia; classe Lhm/Lrm = 3 :
  ..... *A. glandulicarpa*

◒ phyllodes sans nervure accessoire mais à 2 nervures primaires possibles; stipules à 1-3 nervures; glomérules par paires ou fasciculés :
  ..... *A. stricta*

Section **PULCHELLOIDEA**
espèces australiennes :

A. Lecm/Lgm compris entre 0,60 et 0,80; classes Lhm/Lrm = (3) 4-5; gousses droites à légèrement falciformes sauf *A. urophylla* à gousses enroulées; espèces australiennes essentiellement sud-occidentales :
s/s sect. MAGNISCUTELLAE

★ adulte à feuilles bipennées; épis solitaires ou glomérules solitaires parfois fasciculés; Lgm/Etm = 3;
stipules tendant à devenir filiformes au cours de l'ontogénie, parfois légèrement rigides; funicules D1, D8 a(b) :

■ épis; graines situées transversalement dans la gousse;
pétiole devenant court durant l'ontogénie (3-5 mm); glandes foliaires nidiformes; 2-4 paires de pennes; 2-8 p.f.; stipules toujours uninervées :
..... *A. drummondii*

■ glomérules; graines situées longitudinalement dans la gousse :
  □ rameaux axillaires (ou parfois terminaux) épineux, porteurs de feuilles réduites à des écailles au moins à leur extrémité; pétiole devenant nul au cours de l'ontogénie; glandes foliaires nettement pédonculées; une paire de pennes au maximum; 3-10 p.f.; stipules uninervées :
  ..... *A. pulchella*
  □ pas de rameaux axillaires épineux ni d'écailles; pétiole devenant court durant l'ontogénie (3 à 5 mm); glandes foliaires nidiformes; 2 à 5 paires de pennes; 20-30 p.f.; stipules pouvant être pentanervées :
  ..... *A. pentadenia*

★ adulte à phyllodes; glomérules en grappes axillaires, ou parfois fasciculés, très rarement solitaires (*A. diptera*); Lgm/Etm = 1-2;

■ tige non phyllocladisée; phyllodes articulés; cotylédons non auriculés; fleurs à tendance tétramère (surtout chez *A. myrtifolia*) :
  □ spinescence stipulaire; phyllodes à nervation parallèle (2 nervures primaires), funicules D8 (ab)c :
  ..... *A. urophylla*

□ pas de spinescence stipulaire; phyllodes à nervation pennée; funicule D1 :

..... *A. myrtifolia*

■ tige phyllocladisée; cotylédons auriculés; fleurs le plus souvent pentamères; pas de spinescence stipulaire; phyllodes à nervation pennée :

□ phyllocladisation dans un seul plan; phyllodes non articulés, correspondant aux courtes indentations de la tige ailée; funicule D7; classe Lhm/Lrm = 6; graines disposées transversalement :

..... *A. diptera*

□ phyllocladisation partielle dans les plans d'insertion des feuilles successives; phyllodes articulés; funicule D8 a; classe Lhm/Lrm = 4; graines disposées longitudinalement :

..... *A. extensa*

B. Lecm/Lgm = 0,15-0,30; classe Lhm/Lrm = 3; gousses tendant à s'enrouler ou très falciformes; espèces australiennes sud-orientales à méridionales : s/s sect. Parviscutellae

adulte à phyllodes ou à écailles; glomérules axillaires solitaires; Lgm/Etm = 1-2; funicule D1 :

★ adulte à phyllodes; rameaux non épineux; stipules tendant à devenir filiformes, parfois un peu rigides au cours l'ontogénie :

■ phyllodes falciformes lancéolés à subtriangulaires, pouvant atteindre 1 cm de long, à 1 (3) nervures accessoires; stipules présentes sur l'adulte, toujours uninervées; graines de forme Ia :

..... *A. amblygona*

■ phyllodes épais linéaires, pouvant atteindre 5 cm de long, à 1-2 nervures primaires, non articulés, en continuité avec la tige phyllocladisée; stipules peu à peu caduques, passant par un stade trinervé; graines de forme I :

..... *A. continua*

★ adulte à rameaux écailleux et terminés en épine (feuilles bipennées du jeune *Acacia* à crête pétiolaire adaxiale très marquée); stipules à 1-4 nervures, conservant leur limbe :

..... *A. spinescens*

D. COMMENTAIRES SUR LES SUBDIVISIONS DE DÉTAIL DU GENRE ACACIA.

1. SOUS-GENRE ACULEIFERUM.

a) Section Monacanthea.

La sous-section des *Cryptocotylae* est représentée par la seule espèce *greggii* issue des *Americanae Spiciflorae* Benth. La création de ce groupe nous a paru nécessaire pour mettre en valeur l'importance du caractère « germination cryptocotylaire ». Ce caractère, corrélatif de l'atrophie des feuilles primordiales, est exceptionnel dans le genre *Acacia,* puisque uniquement observé jusqu'à ce jour dans la seule espèce *greggii* d'origine américaine. Cette espèce

n'occupe pas de place à part dans le groupe des Acacias à pollens porés distingué par Guinet [1969]. Il serait intéressant de savoir si des caractères polliniques non utilisés par cet auteur dans les clés de détermination sont susceptibles de confirmer l'originalité d'*A. greggii*. Des informations sur la cytologie de l'espèce sont par ailleurs souhaitables.
Cette sous-section est strictement américaine.

La sous-section des *Phanerocotylae* rassemble des espèces issues des *Gerontogeae Spiciflorae Ataxacanthae, Gerontogeae Capitulatae, Americanae Spiciflorae* et *Americanae Capitulatae*. C'est dans ce seul groupe que se manifeste la tendance « liane » *(A. ataxacantha, brevispica, kamerunensis)*. *A. brevispica* et *A. kamerunensis* appartiennent à ce que l'on peut appeler le groupe « *pennata* », du nom de l'espèce sous lequel ces deux Acacias ont été longtemps connus. La distinction de deux séries distinctes *Americanae* et *Gerontogeae* est destinée à mettre en relief les caractères propres des espèces des deux mondes. Bentham avait déjà créé un telle subdivision. Signalons à titre d'information une tendance à la tétraploïdie chez les *A. ataxacantha* et *bonariensis* (Castronovo, 1945; Miège, 1960). Les pollens actuellement connus sont à 16 monades par polyade, exine généralement lisse et columelles non distinctes, c'est-à-dire à caractéristiques homogènes (Guinet, 1969; Caccavari, 1970).
Du point de vue chorologique cette sous-section n'a pas d'unité géographique puisque répartie sur les continents asiatique, américain et africain.

b) Section Aculeiferum (sous-section *Polyacanthae*).

Cette section correspond aux *Diacanthae* et *Triacanthae* du groupe *Gerontogeae Spiciflorae* Benth. Elle présente une telle unité qu'il ne nous a pas paru souhaitable de distinguer plusieurs sous-sections. Dans la clé proposée plus haut, nous établissons une distinction basée sur le nombre de paires de pennes et de folioles (10-60 p.P. et 15-100 p.f. s'opposant à 2-6 p.P. et 1-18 p.f.) et les classes du rapport Lhm/Lrm (3-5 contre 6-7). Si des critères nouveaux viennent un jour étayer cette subdivision on pourra peut-être envisager la création de deux séries. Notons néanmoins que certains caractères biochimiques ne valorisent pas un tel découpage. En effet, Anderson et Munro [1970], étudiant les polysaccharides des gommes, ont montré les étroites analogies qui existent entre quelques espèces de nos deux subdivisions : *polyacantha* subsp. *polyacantha, laeta* et *senegal*.

Dans cette section *A. catechu* se singularise par son mode de succession foliaire de type 3. Cette espèce a, par ailleurs, des pollens à exine aréolée, alors que les autres Acacias du groupe, actuellement connus du point de vue palynologique, sont à exine lisse

(Guinet, 1969). Toutefois les polyades sont à 16 monades, comme dans les autres espèces de la section.

Signalons que du point de vue cytologique la plupart des espèces de cet ensemble sont diploïdes. Une tendance à la tétraploïdie se manifeste cependant chez les *A. laeta* et *galpinii* (Atchison, 1948; N. Lescanne).

Nous considérons comme non valable le genre *Senegalia* Rafinesque [1838] repris par Britton & Rose [1928]. Basé sur le type de gousse, ce groupe n'a pas de valeur naturelle puisqu'il rassemble des espèces à caractéristiques bien différentes telles que les *A. senegal, berlandieri* et *greggii*.

2. SOUS-GENRE ACACIA.

(Section Acacia).

La subdivision de ce groupe en deux sous-sections (*Uniseriae, Pluriseriae*) est basée sur la disposition des graines dans la gousse. Comme nous accordons en outre une grande importance au caractère « déhiscence-indéhiscence du fruit », nous allons à l'encontre des opinions de Bentham qui ne voyait dans la morphologie du fruit qu'un auxiliaire taxonomique mineur. Nous utilisons en second lieu la position de l'involucelle sur le pédoncule de l'inflorescence en n'admettant que deux cas : l'involucelle apical à subapical et l'involucelle basal à médian. Les espèces *Summibracteatae* Benth. se retrouvent essentiellement parmi les *Pluriseriae* et dans un sous-groupe des *Uniseriae* caractérisé par l'indéhiscence ou la déhiscence tardive des gousses.

a) Sous-section des Pluriseriae.

Cette sous-section rassemble des espèces *Summibracteatae* Benth. et *Basibracteatae* Benth.

Par les caractères polliniques, *A. sphaerocephala* est bien distinct des autres espèces du groupe (petits pollens à 3 pores, 3 sillons; 16 monades par polyade; réf. Guinet, 1969). Cette espèce est incluse dans le genre *Tauroceras* par Britton & Rose [1928], groupe rassemblant les espèces que V. Rudd [1964] classe dans le « complexe *cornigera* ». Comme nous l'avons dit plus haut, il ne paraît pas opportun de distinguer un genre sur la base unique du type de gousse. C'est également l'opinion de V. Rudd.

Les *A. farnesiana, caven* et *giraffae* constituent un groupe cohérent. Par l'étude des pollens, Guinet a mis en évidence d'autres caractères communs à ces trois espèces (16-32 monades par polyade, 3-4 sillons soudés ou non à leur extrémité, 3-4 pores) qui confirment leurs étroites affinités taxonomiques. Il s'agit d'es-

pèces le plus souvent tétraploïdes (réf. Ghimpu, 1929; Castronovo, 1945; N. Lescanne).
Wight & Arnott [1834] ont fait de l'espèce *farnesiana* le type du nouveau genre *Vachellia*[10] basé sur le type de gousse. Par la suite, Spegazzini [1921] a élargi la diagnose initiale de ce genre en ajoutant notamment le caractère « étamines soudées à la base et formant des faisceaux ». Cet auteur inclut toutes les espèces *Summibracteatae* Benth. dans le genre *Vachellia*. Il s'avère en fait que le caractère « étamines connées et fasciculées » invoqué par Spegazzini, s'il est vérifiable sur les *A. giraffae, caven* et *farnesiana* et dans des espèces à gousses unisériées (*A. sieberana, pennatula*), n'est pas l'apanage des Acacias à involucelle apical. On le retrouve en effet dans des espèces à involucelle médian ou basal (*A. sphaerocephala, A. nilotica*)[11]. Le caractère plurisérié de la gousse n'étant pas particulier au groupe « *farnesiana, caven, giraffae* », seuls les caractères polliniques apparaissent susceptibles de valoriser le genre *Vachellia*. Or, Guinet estime ces particularités palynologiques insuffisantes pour réhabiliter un tel genre.

Les espèces de cette sous-section sont plus fréquentes en Amérique (complexe *cornigera,* groupe *farnesiana*) que dans l'ancien monde (*A. giraffae*). Nous discuterons plus loin de l'origine vraisemblable de l'espèce cosmopolite *farnesiana*.

b) Sous-section des Uniseriae.

Les espèces à gousses indéhiscentes ou tardivement déhiscentes proviennent des *Summibracteatae* Benth. et *Medibracteatae* Benth. (*Heteracanthae, Moniliformes, Paniculatae*).
Les *A. pennatula* et *sieberana* ont plusieurs caractères communs avec les espèces du groupe « *farnesiana* » : forme des graines (souvent déformées), épaisseur relative élevée des téguments séminaux, indéhiscence du fruit, involucelle apical, étamines soudées en faisceaux... Ces deux espèces ont des polyades à 16 monades dont les columelles sont de dimensions variables (Guinet, 1969). *A. sieberana* est seul connu du point de vue cytologique (104 chr.; réf. N. Lescanne). Il faut remarquer en outre, dans ce groupe, les caractères un peu particuliers d'*A. leucophloea,* à gousses étroites et glomérules paniculés.
Les autres espèces *Uniseriae* à gousses indéhiscentes à tardivement déhiscentes sont taxonomiquement proches des *A. pennatula* et *sieberana* (types de graines, classes Lhm/Lrm et Lgm/Etm = 1-2).

10. = *Farnesia* Gasp. [1838].
11. Le caractère « étamines soudées à la base et fasciculées » apparaît plutôt corrélatif du caractère « indéhiscence à déhiscence tardive du fruit » et nous semble traduire un niveau évolutif particulier.

Il s'agit d'espèces en majorité tétraploïdes (Ghimpu, 1929; Sharma & Battacharyya, 1958; N. Lescanne). Les polyades sont à 16 monades et ont des caractères variables (dimensions des pores ou des columelles), même à l'intérieur d'une même espèce (cf. *A. nilotica;* Guinet, 1969). *A. kirkii* subsp. *kirkii,* par la présence d'albumen et de stipelles ainsi que par le type de funicule (A2), établit un lien avec le groupe « *seyal-hockii-karroo* ». D'ailleurs *A. seyal* et *A. kirkii* ont la possibilité de s'hybrider (cf. F.T.E.A., 1959).

Les espèces à gousses déhiscentes et inflorescences spiciformes sont issues des *Basibracteatae* Benth. Elles ne sont pas nécessairement très proches du point de vue taxonomique. C'est vraisemblablement le cas des *A. coulteri* et *amentacea.*

A. coulteri a un pollen de type poré. Aussi Guinet maintient-il cette espèce parmi les *Vulgares* Benth. (sous-genre *Aculeiferum*). Il nous faut admettre que, puisque *A. coulteri* appartient en fait au sous-genre *Acacia* (spinescence stipulaire de la jeune plantule), le type pollinique poré peut apparaître exceptionnellement dans celui-ci. Guinet a examiné les pollens des herbiers d'*A. coulteri* qui nous servent de références (récoltes H. Puig) et observé que ceux-ci étaient effectivement porés. Une étude cytologique de cette espèce serait également d'un grand intérêt.

A. amentacea a un pollen colporé typique du sous-genre Acacia (réf. Guinet, 1969).

Les *A. lahai* et *horrida* sont taxonomiquement proches. Leurs pollens sont de morphologie voisine, mais celui de *A. lahai* se singularise par le nombre variable de monades (8-12-16; réf. Guinet, 1969).

Par ses caractères composites, *A. dolichocephala* occupe une place isolée. Certaines affinités de cette espèce avec les *A. hockii* et *seyal* ont déjà été précisées dans un article sur la plantule d'*A. dolichocephala* (Vassal, 1971d). Par la couleur de leurs fleurs, l'importance relative hile-trace raphéale, ces espèces ont encore des points communs. *A. dolichocephala* se rapproche aussi du groupe « *lahai-horrida* » par les proportions de la gousse et les types de funicules et d'inflorescences. Par ailleurs, *A. dolichocephala* a en commun avec les *A. hockii, seyal, horrida* et *lahai* la présence d'albumen, un mode de succession foliaire 2 dominant et une même tendance à la spinescence tardive (*A. horrida* excepté). Remarquons enfin que *A. dolichocephala,* par la position de l'involucelle, la forme de la graine, l'épaisseur relative des téguments séminaux, la présence d'albumen, rappelle les groupes « *pennatula-sieberana* » ou « *farnesiana-caven-giraffae* ».

Les espèces à gousses déhiscentes et inflorescences en glomérules proviennent exclusivement du groupe *Medibracteatae* Benth. (*Heteracanthae, Thyrsiflorae, Normales, Paniculatae*). Parmi elles *A. macrothyrsa* occupe une place à part en raison de la disposition paniculée des inflorescences, de la couleur jaune à orangée des fleurs et de la forme de ses graines (IV). Rappelons, par ailleurs, que cette espèce a de très grandes folioles et que, parmi celles-ci, les proximales ont souvent la particularité rare d'être translucides à leur extrémité (caractère également commun aux *A. leucophloea, pennatula, vernicosa* et *dolichocephala*).
Dans ce même groupe d'espèces à glomérules et gousses déhiscentes, quelques rapprochements taxonomiques sont souhaitables.

Parmi les espèces à gousses étroites à très étroites on peut associer assez nettement les *A. constricta, vernicosa, hockii, seyal* et *karroo*. Il s'agit d'espèces à fleurs jaunes, pour la plupart albuminées et tardivement épineuses (*A. karroo* excepté). A part *A. vernicosa* qui est diploïde (réf. Turner & Fearing, 1960), les autres espèces sont tétraploïdes (réf. Atchison, 1948; Turner & Fearing, 1960; N. Lescanne). Remarquons cependant que les groupes « *constricta-vernicosa* » (américain) et « *seyal-hockii-karroo* » (africain) se distinguent bien par leur chorologie et leurs caractères séminaux (dimensions de l'écusson, couleur des téguments). Bien que toutes ces espèces ne soient pas encore connues du point de vue palynologique, il semble que les deux sous-groupes américain et africain puissent encore être définis par la morphologie des pollens : ceux-ci sont à gros pores et grandes columelles chez les *A. seyal* et *hockii*, à petits pores et petites columelles chez *A. constricta* (Guinet, 1969).
Les *A. drepanolobium* et *gerrardii*, exalbuminés, à fleurs blanchâtres, téguments séminaux minces et hile relativement grand, à pollens analogues par la taille des columelles (Guinet, 1969), forment un groupe distinct de l'ensemble « *hockii, karroo, seyal, constricta, vernicosa* ». *A. gerrardii* et *A. karroo* ont cependant comme point commun la disposition paniculée des inflorescences. *A. tortilis*, original par ses gousses, a des affinités taxonomiques avec le groupe « *seyal, hockii, karroo* » du fait des caractères de la graine mais s'en distingue par la couleur blanchâtre de ses fleurs. Il s'agit d'une espèce polyploïde (78-104 chr. pour Frahm Leliveld, 1957; 52-104 chr. pour N. Lescanne).

Les espèces à gousses larges forment un ensemble qui présente une certaine unité globale. *A. abyssinica* subsp. *calophylla* s'individualise par la couleur rougeâtre de ses fleurs et *A. luederitzii* var. *retinens* par ses caractéristiques séminales exceptionnelles dans le sous-genre *Acacia* (funicule C1, type de forme III).

A. robusta, par une certaine variabilité dans les proportions des gousses, semble se situer à la charnière entre le groupe à gousses larges et le groupe à gousses étroites. Cet ensemble est encore imparfaitement connu du point de vue pollinique. Notons que les *A. abyssinica* subsp. *calophylla, rehmanniana* et *robusta*, seules espèces connues cytologiquement, sont tétraploïdes (52 chr.; réf. N. Lescanne).

Du point de vue chorologique, les espèces *Uniseriae* sont présentes sur tous les continents.

Britton & Rose [1928] ont attribué au genre *Poponax* Raf.[12] l'espèce *pennatula* et groupé dans le genre *Acaciopsis* Britton & Rose les espèces *amentacea, vernicosa* et *constricta*. Nous ne pouvons faire nôtre cette conception qui accorde au seul caractère « gousse » un rang trop élevé dans la hiérarchie des critères taxonomiques.

3. SOUS-GENRE HETEROPHYLLUM.

a) Section Heterophyllum.

La sous-section des *Spiciferae* associe les *Juliflorae* Benth. à deux espèces des groupes *Continuae* Benth. (*A. triptera*) et *Pungentes Spicatae* Benth. (*A. oxycedrus*). Cette série présente une certaine unité globale en raison du mode de groupement des fleurs et de types de funicules très analogues (C3, D8). La subdivision en deux groupes taxonomiques selon les proportions de la gousse reste à étayer à l'aide de nouveaux critères.
Dans cet ensemble se détachent les *A. oxycedrus* et *A. triptera* isolés en raison de l'originalité de leur appareil végétatif.
La section du phyllode subelliptique épais paraît refléter les affinités taxonomiques des *A. grasbyi* et *brachystachya*.
Du point de vue chorologique, les *A. triptera* et *oxycedrus* sont essentiellement méridionaux (sud et sud-est), alors que les autres Acacias du groupe sont pour la plupart répartis dans le nord et le sud-ouest de l'Australie.

La sous-section des *Globiferae* regroupe la plupart des espèces *Plurinerves* Benth. (*A. amblygona* et *urophylla* exclus) ainsi que des espèces *Calamiformes* Benth. (*A. calamifolia*[13], *A. sowdeni*) et *Pungentes* Benth. (*A. tetragonophylla*[13]). Dans ce groupe les caractères « glomérules isolés à fasciculés », « phyllodes à section épaisse », « phyllodinisation précoce » apparaissent liés de même

12. *Sylva Tell.*, 118, 1838.
13. A propos de la nervation phyllodiale des *A. calamifolia* et *tetragonophylla*, voir pp. 46-47 *in* Acacias à phyllodes [1970].

que, d'autre part, les caractères « glomérules racémeux », « phyllodes à section linéaire », « phyllodinisation tardive ». Ces corrélations semblent plus valables pour apprécier des niveaux évolutifs que pour délimiter des groupes. Une subdivision selon les types de funicules nous paraît donc mieux refléter les ensembles naturels.

La palynologie confirme les étroites affinités entre *A. koa* et *A. heterophylla* (pollens de grande taille à gros pores et grandes columelles). La polyploïdie de ces deux espèces est un argument supplémentaire en faveur de leur rapprochement taxonomique. Il s'agit néanmoins de deux espèces bien individualisées (Vassal, 1969) que nous associons à *A. stenophylla* dans un groupe cohérent. A côté de ce groupe, les rapprochements entre *A. cyclopis* et *A. melanoxylon* d'une part et entre *A. calamifolia* et *A. tetragonophylla* d'autre part, paraissent traduire une réalité taxonomique. *A. peuce*, espèce encore mal connue à de nombreux points de vue, est nettement isolée parmi les *Globiferae*.

A. confusa a une particularité exceptionnelle dans le sous-genre *Heterophyllum :* son pollen est poré (communication personnelle de P. Guinet).

Les espèces de cette sous-section sont largement répandues en Australie, essentiellement sur le pourtour du continent. Certaines sont endémiques d'îles éloignées de l'Australie : *A. heterophylla* aux îles de la Réunion et Maurice, *A. koa* aux îles Hawaii, *A. confusa* aux îles Formose et Philippines.

b) Section Uninervea.

Nous ne distinguons dans cette section qu'une seule sous-section *(Mixtae)*. En dehors du groupe des *Disconidae-Urceolae*, qui est homogène, il est difficile de classer naturellement toutes les autres espèces. Une meilleure connaissance de cette section permettra peut-être un jour de mettre en évidence plusieurs séries.

Le groupe d'Acacias à hélices foliaires surnuméraires est formé d'espèces issues des *Phyllodineae Pungentes*, *Calamiformes* et *Brunioideae* de Bentham. Les espèces de ce petit groupe ont pour autre point commun la présence de stipules filiformes. Il est encore prématuré d'essayer de regrouper les espèces selon leurs affinités taxonomiques. On ne dispose en effet que d'un appoint insuffisant dans les domaines palynologique et cytologique pour compléter les données de la clé que nous proposons. On peut néanmoins situer à part *A. verticillata*, espèce originale par le groupement en épis de ses fleurs et par ses stipules pentanervées.

Le groupe d'Acacias à stipules spinescentes est homogène. Il rassemble des espèces issues des *Uninerves Armatae* et *Angustifoliae*

de Bentham. Les *A. strongylophylla* et *victoriae,* à polyades à 16 monades (Mueller, 1887; Guinet, 1969) s'y distinguent d'*A. armata* dont les polyades sont à 8 monades (Cookson, 1954).

Le groupe d'Acacias à auricules cotylédonaires nulles nous paraît également cohérent. Il est composé d'espèces provenant des *Uninerves Racemosae* et *Brevifoliae* Benth. Par le nombre de monades par polyade on peut y établir une distinction entre les *A. rotundifolia-acinacea* (16 monades; Mueller, 1887) et *A. ligulata* (12 monades; Guinet, 1969).

Les Acacias à funicule D1 et glomérules racémeux *(Disconidae-Urceolae)* forment un ensemble très important par le nombre d'espèces. Il regroupe en effet les *Botryocephalae* Benth. et la majorité des *Phyllodineae Uninerves Racemosae* Benth.
Nous avons déjà insisté plus haut (voir p. 19) sur l'unité de ce groupe, nous n'y reviendrons pas. En dehors de caractéristiques morphologiques, biochimiques et génétiques communes, les espèces de cet ensemble, pour la plupart connues du point de vue palynologique, ont des polyades à 16 monades ou parfois 8-12 chez *A. brachybotrya* (Mueller, 1887; Cookson, 1953; Guinet, 1969). Les espèces bipennées sont scindées en deux groupes selon le type de glande foliaire (urcéolée ou disciforme à nidiforme). Cette distinction permet de mettre nettement en évidence ce que l'on peut appeler le « groupe *decurrens* ». Les espèces à phyllodes sont très proches les unes des autres; il est difficile d'y établir un découpage de valeur naturelle car le choix dans la hiérarchie des caractères est particulièrement délicat. Deux autres types de classements pourraient être obtenus en donnant la priorité soit au rapport Lecm/Lgm soit aux proportions de la gousse. Des critères supplémentaires sont encore nécessaires pour étayer ce choix, notamment dans le domaine palynologique où les données sont encore incomplètes.

A proximité du groupe des *Disconidae-Urceolae* se situent les *A. undulifolia* et *hispidula* (funicules D1, D4 - glomérules solitaires) ainsi qu'un certain nombre d'espèces à glomérules en grappes axillaires, à funicules D2-D3 *(A. notabilis, wattsiana, rubida, retinodes)* et D8 *(A. suaveolens).* Les deux premières espèces proviennent des *Uninerves Brevifoliae* Benth., les autres des *Uninerves Racemosae* Benth. Les *A. dodonaeifolia, glandulicarpa* et *stricta,* à funicule D8 et glomérules axillaires solitaires à fasciculés sont également peu éloignés taxonomiquement des *Urceolae-Disconidae.*

Notons que toutes les espèces de cette section, actuellement connues du point de vue cytologique, sont diploïdes.

c) Section Pulchelloidea.

Dans la sous-section des *Magniscutellae,* les espèces bipennées correspondent aux *Pulchellae* Benth. Elles sont diploïdes (N. Lescanne) et ont des pollens à petits pores et petites columelles. Les polyades sont à 16 monades chez *A. pentadenia,* à 12 monades chez *A. drummondii* et *A. pulchella.* Les autres espèces de cette sous-section proviennent de divers groupes de *Phyllodineae* Benth. : *Alatae (diptera), Calamiformes Uninerves (extensa), Uninerves Racemosae (myrtifolia), Plurinerves Armatae (urophylla).* Les documents cytologiques les concernant sont incomplets. On sait seulement que les *A. diptera* et *urophylla* sont diploïdes (N. Lescanne). Par ailleurs *A. urophylla* et *A. extensa,* à 16 monades par polyade, se distinguent d'*A. myrtifolia* à 8 monades par polyade (Guinet, 1969). Remarquons que *A. myrtifolia* est la seule espèce à fleurs tétramères du groupe *Uninerves Racemosae* Benth.
Les espèces de cette sous-section s'observent essentiellement dans la partie sud-occidentale (à occidentale) de l'Australie.

Dans la sous-section des *Parviscutellae,* les espèces sont issues de 3 groupes de *Phyllodineae* Benth. : *Continuae (continua), Pungentes Aphyllae (spinescens)* et *Plurinerves Triangulares (amblygona).* Les renseignements palynologiques sur ce groupe sont incomplets. Ils font néanmoins ressortir des affinités entre les *A. amblygona* et *continua* (polyades à 16 monades; Sorsa, 1969; Guinet, 1969), déjà traduites dans la clé que nous proposons plus haut. Ces deux espèces se distinguent de *A. spinescens* à 8 monades par polyade (Mueller, 1887).
Les espèces de cette sous-section sont essentiellement réparties dans la zone sud à sud-orientale de l'Australie.

III

PHYLOGÉNIE

A. DONNÉES PALÉOBOTANIQUES.

Dans leur traité de paléontologie, Schimper et Zittel [1891] signalent l'existence de *Mimosoideae* dans les dépôts tertiaires du sud de la France et de la Suisse et émettent des réserves quant à la présence de traces d'Acacias fossiles. Ces auteurs estiment notamment qu'aucune preuve certaine ne peut cautionner l'existence d'Acacias à phyllodes à cette époque car, lorsque ces phyl-

lodes sont détachés de la plante mère, il est difficile de les distinguer de certaines autres feuilles. Bentham [1875] émet des réserves analogues. Il admet néanmoins que certaines gousses figurées par Schimper puissent être attribuées à des espèces *Gummiferae* ou *Vulgares*. Fritel [1903] cite un Acacia *(A. parschungiana)* dans l'Oligocène d'Armissan (France) et établit une homologie entre cette espèce et *A. dealbata*. Newman [1933] signale que Ungers [1865] et Berry [1916] ont décrit des fossiles tertiaires d'Acacias à phyllodes en Europe et Amérique du Nord. Berry décrit ainsi une espèce, *A. wilcoxensis*, en se basant sur les empreintes d'une seule feuille; il rapproche cette espèce des *A. pycnantha* et *oblunata* en la comparant aux 4 espèces à phyllodes signalées par Ettingshausen [1853] dans des dépôts tertiaires du Tyrol. Newman avoue son scepticisme quant à la valeur de ces déterminations. Plus récemment, Trivedi [1959] a découvert dans des dépôts tertiaires d'Udaipur (Inde) un pollen bien conservé qu'il attribue à un Acacia à phyllode proche d'*A. longifolia*. Des fossiles d'Acacias sont également décrits dans les grès de Belleu (Bassin Parisien) et dans l'île de Wight. Bonnet, Boureau et coll. [1970] rapportent que des bois fossiles de l'Oligocène d'Egypte ont été attribués à des Acacias par Schenk en 1888 et 1889 *(Acacioxylon vegae* et *Acacioxylon antiquum)*.

En Australie les données paléobotaniques sont également peu nombreuses. Johnston[14] [1891] décrit un Acacia *(A. meiringii)* dans les dépôts tertiaires de Tasmanie et suggère que cette espèce est voisine de l'*A. melanoxylon* actuel. Une feuille de type « phyllode plurinervé » a été décrite par Deane[14] [1904] dans des dépôts fossilifères de l'Etat de Victoria. Ewart[14] [1916] détermine par ailleurs comme bois d'*A. melanoxylon* des fragments du Pliocène inférieur de l'Etat de Victoria. Cookson [1954] critique ces interprétations en considérant néanmoins que la détermination d'Ewart pourrait être valable. Ce même auteur estime d'autre part que la présence d'Acacias au Tertiaire, dans l'Etat de Victoria, ne fait pas de doutes vu la découverte de pollens fossiles bien caractérisés. Ces pollens étant visibles dans les dépôts cœnozoïques les plus récents, Cookson estime que la mise en place et l'extension de l'aire des Acacias a pu se faire en Australie à partir du Miocène inférieur.

Au total, les documents fossiles sont très insuffisants. On peut retenir que les Acacias sont différenciés au Tertiaire et déjà largement répandus dans le monde à cette époque. Les trois sous-genres semblent déjà distincts, mais on ne peut rien déduire quant à leur

14. Auteur cité par Cookson [1954].

ancienneté relative. On peut supposer que les premiers Acacias australiens à phyllodes étaient plurinervés et à phyllodinisation tardive (du type *A. melanoxylon*). Mais ces déductions demeurent encore très discutables tant que les données paléobotaniques ne sont pas plus nombreuses ni plus précises.

B. DEGRÉ D'ÉVOLUTION DES PRINCIPAUX CARACTÈRES.

1. GERMINATION.

Nous admettons avec Cronquist [1968] que la germination phanérocotylaire a valeur primitive. Nous considérons que la germination cryptocotylaire est évoluée.

2. COTYLEDONS.

Les cotylédons pétiolés et à nervation flabellée nous paraissent les plus primitifs. L'indépendance plus ou moins grande des deux traces vasculaires cotylédonaires (fig. 16 à 27 *in* Acacias Africains) illustre bien les conceptions de certains auteurs sur l'origine dichotomique d'une telle nervation.
La nervation dichotomique est généralement considérée comme primitive. Cette hypothèse tient compte essentiellement de l'étude des Fougères et des Ptéridospermales. De cette nervation dichotome, les auteurs s'accordent à faire dériver la nervation pennée, puis la nervation flabellée (Eames, 1936; Emberger, 1952; Takhtajan, 1954; Corner, 1964; Cronquist, 1968...).
Takhtajan formule une hypothèse très détaillée à propos de l'évolution probable des différents types de nervation. Pour lui, la nervure médiane, dans un système de nervation penné, provient de la fusion des deux enfourchures principales de la feuille dichotome des Ptéridospermales. La nervation pennée ainsi obtenue, par conséquent d'aspect encore primitif, se caractérise par un angle d'écartement très aigu des nervures secondaires. Une telle nervation pennée peut évoluer par accroissement de l'importance de la nervure principale ,affaiblissement de l'importance des nervures secondaires qui font avec la nervure principale un angle plus ouvert. Une autre voie d'évolution peut conduire aux nervations flabellée puis parallèle par développement plus important des nervures secondaires basales.
L'évolution s'est faite dans certains groupes par diminution de la longueur du pétiole et apparition d'une nervation parallèle à subparallèle quand le pétiole a totalement disparu. L'absence d'auri-

cules, liée à l'absence de pétiole, paraît être également un caractère d'évolution. Une autre tendance évolutive peut se manifester, dans certains groupes, par accumulation de réserves et, en conséquence, par une persistance plus longue des cotylédons sur le jeune Acacia. Nous rejoignons ici l'opinion de Massart [1894].

3. LA FEUILLE.

Un des problèmes les plus délicats à résoudre est celui du degré d'évolution relatif des différents types de feuilles d'Angiospermes. Se basant sur le type foliaire des *Magnoliaceae*, des Ranales ligneuses ou des premiers fossiles d'Angiospermes, certains auteurs admettent que la feuille entière, simple, à nervation pennée, est primitive (De Saporta & Marion, 1885; Takhtajan, 1954; Lemesle, 1955; Eames, 1961; Gaussen, 1963; Cronquist, 1968; Hutchinson, 1969). Par contre, pour Guillaumin [1910], Stratton [1947], Emberger [1952-53], Corner [1953-54-64], la feuille composée est primitive. Takhtajan estime que la feuille entière des Angiospermes dérive de la feuille composée des Ptéridospermales[15] par simplification de la nervation et du limbe lui-même (pennation, acquisition d'un limbe plus ou moins entier). Notons que Stratton [1947], Eames [1961], Corner [1964] et Cronquist [1968] considèrent que la feuille « simple » de certaines Légumineuses peut dériver phylogéniquement d'une feuille composée imparipennée n'ayant conservé qu'une seule foliole.

D'autres auteurs basent leurs hypothèses phylogéniques sur les observations ontogéniques. La présence de feuilles bipennées sur le jeune Acacia à phyllodes est un fait connu depuis longtemps. C'est ainsi que plusieurs auteurs tels Massart [1894], Nicoloff [1910], Andrews [1914], Cambage [1915, 1928], Newman [1933], Stebbins [1950], Mac Luckie & Mac Kee [1954], Haupt [1956] ou Davis & Heywood [1963] admettant un parallélisme entre ontogénie et phylogénie, considèrent que la feuille composée est plus primitive que le phyllode. Zimmerman [1930], dans cette même optique, fait du phyllode une acquisition récente.

Notre conception est basée sur les observations ontogéniques. Elle s'inspire des liens entre ontogénie et phylogénie, particulièrement bien mis en évidence par Gaussen. Pour cet auteur, trois lois fondamentales les régissent :

— Loi de Pavlow [1901] ou de l'accélération phylogénique, énoncée par Mazenot :

« *Dans le jeune on observe des caractères constituant une phase prophétique annonciatrice des caractères de la postérité...* ».

15. Ces feuilles peuvent être pourvues de pinnules stipuliformes ou « alphlébies » préfigurant les stipules d'Angiospermes.

Elle est reprise par Gaussen sous la forme :

« *Quand une espèce est au début de l'évolution du phylum, ses formes de jeunesse annoncent l'évolution future. Le jeune est évolué, l'adulte est primitif* ».

— Loi de Serres & Muller reprise par Haeckel [1866] dite *loi biogénétique ou de récapitulation* ainsi exprimée par Gaussen :

« *Quand l'espèce représente un stade évolué du phylum, ses formes de jeunesse sont intermédiaires entre l'embryon et l'adulte.* »
L'embryon est primitif, le jeune primitif ou évolué, l'adulte évolué.

— Loi de Mazenot [1940] :

Après l'installation d'un caractère nouveau, le jeune est relevé de la fonction de prophète par l'adulte, dans la phase négative de l'évolution, c'est-à-dire lors de la disparition de ce caractère. Gaussen développe cette loi en introduisant la notion de *surévolution* :

« *Quand l'espèce représente un stade surévolué du phylum, la forme de jeunesse est évoluée et la forme adulte est surévoluée. L'adulte est ainsi plus évolué que le jeune mais a l'air primitif.* »

De ces diverses lois il découle les remarques suivantes :

Les formes de jeunesse sont dans la majorité des cas évoluées (Y. de Ferré, 1951).

Si un caractère est différent chez le jeune et l'adulte, le caractère du jeune est en voie d'acquisition ou en voie de disparition selon que le groupe commence ou finit son évolution (Gaussen, 1942).

Quel degré relatif d'évolution faut-il donc attribuer aux différents types de feuilles rencontrés chez les Acacias ?

Rappelons en premier lieu que le jeune Acacia passe le plus souvent par un stade foliaire penné (feuilles primordiales), dans la plupart des cas suivi d'un stade bipenné, ceci quel que soit le type foliaire adulte. La morphologie foliaire juvénile fait donc ressortir un lien étroit entre les caractères « feuilles composées » et « phyllodes » car ces deux types se succèdent ontogéniquement. Notons d'autre part que le phyllode correspond à un type foliaire complètement nouveau car il ne s'agit plus que du pétiole foliaire aplati à nervation parallèle ou pennée. Le problème est donc de savoir si l'on doit considérer le caractère « phyllode » comme plus évolué ou moins évolué que le caractère « feuille bipennée » c'est-à-dire si l'évolution se fait dans le sens de la succession ontogénique ou dans le sens inverse.

Par leur morphologie particulièrement variée les phyllodes simulent des feuilles entières de groupes de végétaux très divers. Ce

polymorphisme très spectaculaire se traduit par l'abondance des espèces à phyllodes qui regroupent près des 2/3 des Acacias. Peut-on réellement considérer comme moins évolué un ensemble d'espèces où se révèle une telle diversification ? Les Acacias à phyllodes correspondent à un rameau phylétique en pleine expansion où se manifeste une véritable explosion de formes, conséquence d'une crise évolutive particulièrement aiguë. Par sa dominance dans le genre *Acacia,* le type « phyllode » nous paraît donc correspondre à un plus haut degré d'évolution que le type « feuille composée »[16].

Le dynamisme évolutif des Acacias à phyllodes paraît lié à l'endémisme quasi absolu du groupe; il peut être considéré comme la conséquence d'un phénomène adaptatif. Ainsi Massart, Cambage, Stebbins, Davis et Heywood considèrent que les stades jeunes et adultes reflètent une harmonie avec le milieu. Les plantules, à feuilles composées, nées en saison humide à l'ombre de leurs parents, sont en effet dans de meilleures conditions du point de vue hydrique que l'adulte qui est soumis à un climat plus ou moins aride.

Ce sens d'évolution, parallèle à la succession ontogénique, conduit à admettre que la feuille pennée est moins évoluée que la feuille bipennée :

feuille pennée → feuille bipennée → phyllode

L'adulte des Acacias à phyllodes ne pouvant être considéré comme primitif, la loi de Pavlow est inapplicable ici. Reste à savoir si l'on doit considérer le caractère « phyllode » comme évolué ou surévolué (lois de Serres-Müller et de Mazenot). La feuille entière à nervation pennée n'apparaissant pas au cours de l'ontogénie des Acacias, on pourrait considérer, selon une possibilité de la loi de Serres et Müller, que la feuille composée est primitive. En fait une feuille entière peut apparaître au cours de l'ontogénie de quelques *Papilionoideae* ou *Mimosoideae* (notamment chez *Albizia lucida;* réf. Troup, 1921) avant la feuille pennée. La véritable feuille primitive semble donc être la feuille entière à nervation pennée[17]. Si ,par conséquent, la feuille composée, chez le jeune, est considérée comme évoluée, le phyllode de l'adulte, totalement distinct

16. Went [1971], se basant sur la localisation australienne assez stricte des taxons à phyllodes ou à feuilles à structure bifaciale rappelant un phyllode (*Eucalyptus* notamment), déclare au contraire que « *this phyllodium leaf type suggests that it is an old character in the Myrtaceae and Mimosoideae...* ». A l'encontre de cette conception notons que la feuille adulte d'*Eucalyptus* qui a tous les caractères d'une feuille complète, ne rappelant le phyllode que par un convergence de forme, correspond probablement à une réponse de la plante aux conditions du milieu. Chez les Eucalyptus les feuilles primordiales sont disposées horizontalement et correspondent vraisemblablement à un type foliaire ancien.

17. Saporta & Marion [1885] estiment que les cotylédons des Légumineuses « *toujours simples, dénotent clairement l'existence d'un état primitif mais déjà différencié pendant lequel le groupe ne possédait que des feuilles simples* ».

morphologiquement et plus évolué encore, apparaît donc surévolué selon la loi de Mazenot. Une telle hypothèse conduit à imaginer le pseudocycle évolutif suivant :

feuille entière → *feuille pennée* → *feuille bipennée* → *phyllode*

PRIMITIVE ÉVOLUÉES SURÉVOLUÉ

dérivés de taxons souches à feuilles entières à nervation pennée. le phyllode a donc un aspect pseudoprimitif. Ce pseudocycle constitue une excellente illustration de la surévolution.

Au total, nous admettons donc que les taxons à feuilles bipennées constituent la souche d'où sont issus les taxons à phyllodes. Celle-ci a dû se différencier à partir de taxons à feuilles pennées, dérivés d'une souche à feuilles entières à nervation pennée. Nous rejoignons ainsi l'opinion des auteurs qui considèrent que la feuille entière est la plus primitive (Hutchinson, Takhtajan...) et font du phyllode une modification évolutive de la feuille bipennée (Zimmerman, Newman, Stebbins...).

Dans le détail, cette hypothèse phylogénique peut être encore approfondie.

— En ce qui concerne les types foliaires composés, il apparaît que la feuille pennée est moins évoluée que la feuille bipennée (fig. 1). Une plantule à feuilles primordiales pennées (modes de succession foliaire 1A, 1B, 2) a donc un aspect plus primitif que la plantule à première feuille bipennée (mode de succession foliaire 3). La feuille pennée conserve en somme quelque chose de l'influence primitive de l'embryon au contact duquel elle était préformée dans la graine[18].

Il faut remarquer par ailleurs deux faits importants :

Il apparaît toujours des feuilles pennées au cours de l'ontogénie des Acacias à feuilles de type phyllode, c'est-à-dire surévoluées (modes de succession foliaire 1B, 2) alors que les feuilles pennées peuvent être absentes du développement ontogénique de certains Acacias (section *Monacanthea*) à feuilles bipennées, c'est-à-dire évoluées (mode de succession foliaire 3).

Les modes de succession foliaire dont les caractères sont les plus primitifs (modes 1A, 1B, 2) ne sont pas stabilisés dans certains taxons (coexistence des modes 1A, 1B par exemple) ou apparaissent sous forme mixte (modes 1A-1B ou 1B-2). Ces fluctuations, que nous avons déjà signalées plus haut, et qui lient dans un même enchaînement les modes 1A, 1B, 2, sont vraisemblablement le signe d'une « plasticité » de certains taxons vis-à-vis du caractère

18. La première feuille peut même être primitive lorsqu'elle est entière (*Albizia lucida*, cas de quelques *Papilionoideae*).

« feuille ». En d'autres termes, les variations ontogéniques foliaires dans un même taxon sont révélatrices des potentialités évolutives de la feuille dans ce taxon.

Il découle de ces faits que les modes de succession foliaire 1A, 1B, 2 se manifestent dans des taxons dont les feuilles n'ont pas épuisé toutes leurs possibilités d'évolution (sous-genres *Heterophyllum, Acacia,* majeure partie de la section *Aculeiferum*). Par contre, le mode de succession foliaire 3, à première feuille bipennée, assez nettement isolé par rapport aux autres, indique une stabilisation des taxons à un certain degré d'évolution de la feuille par perte de « plasticité » évolutive de celle-ci (section *Monacanthea*).

D'après ces déductions nous parvenons à l'idée qu'un taxon a d'autant plus d'aptitude à évoluer encore par sa feuille que sa plantule présente des types foliaires moins évolués (feuille pennée). En conséquence, les taxons à modes de succession foliaire 1A, 1B, 2 pourraient dériver de souches encore « plastiques », peu évoluées par les types foliaires, dont les caractères archaïques réapparaîtraient au niveau des feuilles primordiales[19].

— On peut également apporter quelques précisions quant au degré de surévolution des phyllodes.

Une feuille mixte mi-bipennée, mi-phyllodinisée est moins surévoluée que le phyllode lui-même. Le degré de surévolution des taxons est donc d'autant plus élevé que la phyllodinisation est plus précoce. De la même manière, le phyllode à section épaisse succédant ontogéniquement au phyllode à section linéaire, correspond à un stade de surévolution supérieur. Enfin, le stade « phyllode non articulé » (lié au phylloclade), qui se manifeste postérieurement au stade « phyllode articulé », doit être considéré comme le plus surévolué (fig. 1). Selon le type foliaire rencontré, le degré croissant de surévolution nous apparaît parallèle à la succession des types foliaires suivants :

feuille mixte (mi-bipennée mi-phyllodinisée) → *phyllode articulé à section épaisse* → *phyllode non articulé à section épaisse (continuité avec phylloclade)*

feuille mixte (mi-bipennée mi-phyllodinisée) → *phyllode articulé à section linéaire*

feuille mixte (mi-bipennée mi-phyllodinisée) → *phyllode non articulé à section linéaire (continuité avec phylloclade)*

19. Cette manière de concevoir l'origine des taxons actuels s'inspire de ce que Dufour [1910] nomme accélération métagénésique, et que l'auteur définit ainsi : « *plus un être est avancé dans la voie de l'évolution, plus il met, en quelque sorte, de hâte à atteindre sa forme définitive, et plus cette hâte se manifeste par la suppression de certaines phases intermédiaires* ». Newman [1933] parle à ce même propos de processus de *condensation phylogénétique.*

Il est difficile de prendre position sur le degré de surévolution des phyllodes d'après leur nervation. Pour Guinet [1969], les phyllodes plurinerves sont plus primitifs. En fait, nous serons amené à considérer que les taxons à phyllodes uninerves correspondent à une voie évolutive différente de celle des taxons à phyllodes plurinerves. En ce cas il est impossible d'attribuer un caractère relativement plus primitif à l'un des types de nervation. Il faut néanmoins remarquer que les fossiles tendent à prouver l'existence ancienne de phyllodes plurinerves, très peu surévolués (du type *A. melanoxylon*). Nous verrons plus loin que l'on peut admettre que ces taxons se sont différenciés les premiers, ce qui n'implique pas que les taxons uninerves soient leurs descendants.

— Reste à régler le problème du degré d'évolution des écailles. S'exerçant à partir de taxons évolués à légèrement surévolués (légère phyllodinisation des plantules d'*A. spinescens*) dans une même section du sous-genre *Heterophyllum (Pulchelloidea)*, la lépidisation correspond à une voie évolutive nouvelle encore très peu développée (fig. 1). Les taxons souches ont conservé suffisamment de « plasticité » pour constituer l'amorce de nouveaux rameaux phylétiques. La tendance « écaille » nous paraît avoir une valeur surévolutive et répondre à des conditions particulièrement sèches du milieu. Remarquons que l'existence d'écailles est corrélative de celle des rameaux épineux dans les deux espèces écailleuses étudiées *(A. pulchella, A. spinescens)* ainsi que chez *A. tetragonocarpa* Meissn.

4. SPINESCENCE.

Dans les espèces de la section *Aculeiferum* où les trois types d'aiguillons (épars, infrastipulaires, infrapétiolaires) sont représentés, au moins à un moment de leur ontogénie, les aiguillons épars sont rares et surtout présents chez le jeune. Ils sont, en somme, plus ou moins tôt relayés, au cours de l'ontogénie, par deux aiguillons infrastipulaires qui apparaissent de façon quasi constante chez l'adulte.

Deux faits sont par ailleurs à remarquer :

— les aiguillons épars sont souvent absents au niveau des deux premiers entrenœuds au moins, ainsi que sur les pétioles et rachis des feuilles primordiales;

— l'aiguillon infrapétiolaire est plus fréquent chez le jeune que chez l'adulte.

Nous considérons comme primitive l'absence d'aiguillons en admettant que la jeune plantule (inerme) est encore incomplètement

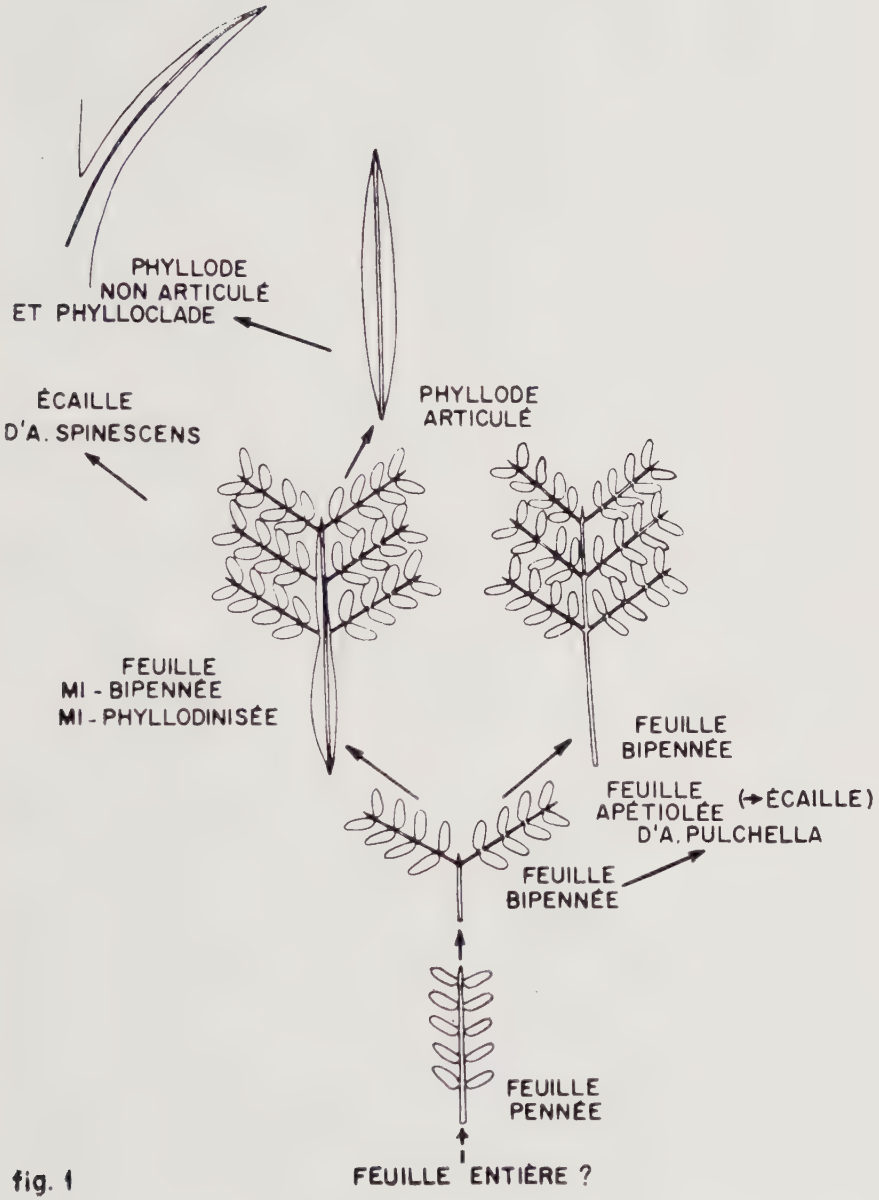


fig. 1

dégagée de l'influence primitive embryonnaire. Selon cette conception, la présence d'aiguillons épars apparaît comme un caractère évolué (section *Monacanthea*). Nous rejoignons ici l'opinion de Guinet [1969].

Les aiguillons infrastipulaires et infrapétiolaires apparaissent comme des aiguillons épars « spécialisés » ayant migré, pour s'y fixer, jusqu'à l'insertion des feuilles (cf. cas d'*A. nigrescens in* Acacias Africains p. 26). Cette « spécialisation » s'accompagne de la disparition plus ou moins totale des aiguillons des entrenœuds et des feuilles. L'apparition des aiguillons infrastipulaires et infrapétiolaires peut donc être considérée comme le signe d'un haut degré d'évolution. Peut-être s'agit-il déjà d'une amorce de surévolution par tendance à la disparition complète des aiguillons.

Selon cette hypothèse, les successions ontogéniques et phylogéniques sont les suivantes dans les deux sections du sous-genre *Aculeiferum* :

Section Monacanthea

Stade feuilles primordiales		jeune arbre		adulte
absence d'aiguillons	→	*présence de quelques aiguillons épars*	→	*présence de nombreux aiguillons épars*
PRIMITIVE		PEU ÉVOLUÉE		ÉVOLUÉE

Section Aculeiferum

Stade feuilles primordiales		jeune arbre		adulte
absence d'aiguillons	→	*présence de quelques aiguillons épars + 2 aig. infrastipulaires (+ 1 aig. infrapétiolaire)*	→	*présence de très rares aiguillons épars + 2 aig. infrastipulaires (+ 1 aig. infrapétiolaire)*
PRIMITIVE		ÉVOLUÉE A TRÈS ÉVOLUÉE		ÉVOLUÉE A TRÈS ÉVOLUÉE

L'apparition de l'aiguillon infrapétiolaire marque le maximum d'évolution possible. La présence plus fréquente de ce type d'aiguillon chez le jeune donnerait une indication sur le sens de l'évolution future (loi de PAVLOW).

Toute spinescence, quelle que soit son origine, nous apparaît évoluée. Ainsi, nous admettons avec HUTCHINSON [1969] que les stipules épineuses caractérisent un stade évolué. Ceci est en désaccord avec l'opinion de ANDREWS [1914]. Nous estimons de même que la spinescence des rameaux correspond à un caractère évolué.

5. PHYLLOTAXIE.

L'apparition d'hélices foliaires surnuméraires correspond, à notre sens, à un haut degré d'évolution.

6. NERVATION STIPULAIRE.

La nervation stipulaire, très variable au cours de l'ontogénie, peut être interprétée en admettant, comme précédemment, que le stade feuilles primordiales recèle encore des tendances primitives. Dans le cas le plus complexe, observé dans le sous-genre *Heterophyllum*, l'interprétation est la suivante :

stade feuilles primordiales		jeune arbre		adulte
uninervation	→	*plurinervation*	→	*uninervation*
PRIMITIVE		ÉVOLUÉE		SURÉVOLUÉE

L'uninervation surévoluée de l'adulte est obtenue par fusion des nervures précédemment apparues sur le jeune arbre.

La persistance de la plurinervation ou de l'uninervation, du jeune à l'adulte, indique un degré identique d'évolution de ce caractère aux différentes phases de l'ontogénie. Ce cas est évoqué par Y. de Ferré (note 1, *in* Les formes de jeunesse des Abiétacées, 1952). Ainsi, selon le cas, la nervation stipulaire sera toujours évoluée (plurinervation), toujours primitive ou surévoluée (uninervation). La difficulté consiste à décider si l'uninervation est primitive ou surévoluée. Vu l'asynchronie évolutive des caractères, de telles hypothèses de détail nous paraissent cependant dangereuses. Nous retiendrons donc seulement que la plurinervation stipulaire est un caractère évolué et que les ancêtres des espèces du genre *Acacia* devaient avoir des stipules uninervées.

7. ETAT VEGETATIF.

En ce qui concerne l'ensemble de l'appareil végétatif il est communément établi que le caractère « arbres, arbustes » est primitif. La forme « liane » dérive vraisemblablement de la forme « arbre ». Nous sommes ici en désaccord avec Guinet qui considère comme primitif l'état lianescent.

8. INFLORESCENCES ET GROUPEMENTS D'INFLORESCENCES.

Nous admettons, après des auteurs tels que Newman, Hutchinson, Corner, que l'inflorescence glomérulaire est plus évoluée que l'inflorescence spiciforme. Corner fait dériver ces inflorescences de la grappe et suppose le schéma évolutif suivant :
fleur isolée → fleurs en grappe (simple ou composée) → fleurs en épis → fleurs en glomérules (cf. fig. 67 *in* Corner, The life of Plants, 1964).

Remarquons que cette succession peut très bien s'identifier à un pseudo-cycle dont l'aboutissement, le glomérule, rappelant d'une

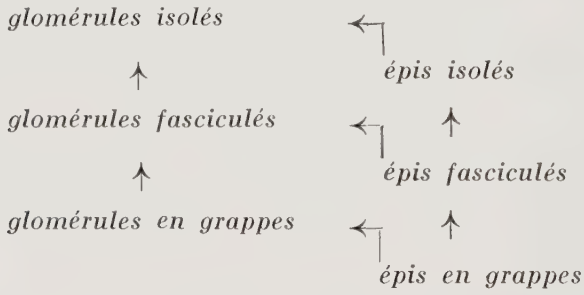
certaine manière l'état primitif, peut être considéré comme surévolué.

Glomérules et épis axillaires sont isolés ou fasciculés à racémeux. Ce groupement des inflorescences pourrait s'expliquer en considérant que les inflorescences fasciculées ou isolées dérivent, par réduction, d'un groupement racémeux. C'est là l'opinion de Newman. La succession, correspondant à un deuxième pseudocycle évolutif, serait la suivante :

grappe d'épis ou de glomérules → fascicule d'épis ou de glomérules → épi ou glomérule isolé.

Dans chaque cas, l'inflorescence regroupant des épis doit être considérée comme plus primitive que celle qui regroupe des glomérules. Ainsi la grappe d'épis apparaît comme plus primitive que la grappe de glomérules.

La succession phylétique pourrait donc être la suivante :



Il est très difficile d'interpréter le degré d'évolution du caractère « glomérules terminaux paniculés ». Peut-être s'agit-il d'un stade évolutif postérieur au stade « glomérules axillaires isolés » consécutif à une réduction des feuilles à l'état de bractées à l'extrémité ramifiée des rameaux ? Dans ce cas, ce stade très évolué serait l'amorce d'un nouveau pseudocycle.

9. GOUSSES.

En accord avec les opinions de Corner, Cronquist, Hutchinson, nous admettons que l'indéhiscence du fruit est un caractère évolué. Nous considérons par ailleurs que la plurisériation des graines dans la gousse est également un caractère évolué.

10. GRAINES.

Les traces d'albumen dans les graines d'Acacias nous paraissent être des témoins d'un état primitif. Cette opinion est en accord avec la conception d'Hutchinson.

Pour définir le degré d'évolution de l'arille funiculaire, nous adoptons comme base l'idée de Corner, exposée dans sa célèbre « théorie du Durian » [1949, 1953, 1954], selon laquelle l'arille vrai est primitif[20]. Avec cet auteur, nous estimons que le rôle de l'arille vrai a été transféré, chez de nombreux Acacias, à une partie plus ou moins importante du funicule (arille funiculaire de type D). L'aspect primitif de l'arille funiculaire est à notre sens significatif d'un état surévolutif. En s'inspirant de la conception de Corner, l'évolution pourrait être conçue de la manière suivante :

graine à arille vrai → *graine non arillée* → *graine à arille funiculaire*
PRIMITIVE ÉVOLUÉE SURÉVOLUÉE

Pour Corner, le caractère « arille vrai » peut être transféré à l'endocarpe qui devient pulpeux; ce caractère nouveau, qui nous apparaît fréquemment lié à l'indéhiscence du fruit (cf. *Parkia javanica*, Acacias du groupe *farnesiana*), constituerait un autre aspect de ce même phénomène surévolutif.

L'orientation non définie du funicule nous semble plus primitive que l'orientation définie (raphéale ou antiraphéale).

Notons enfin que, lorsque le funicule est ainsi épaissi en arille, on constate que le hile peut devenir plus grand que la trace raphéale du fait de la surévolution du funicule.

L'augmentation de la taille de la graine paraît être liée à un degré d'évolution élevé selon une loi communément admise.

11. NOMBRES CHROMOSOMIQUES.

Nous considérons avec la plupart des auteurs que la polyploïdie dérive de la diploïdie[21]. Stebbins [1947, 1950] voit dans le nombre de base x = 13 des Acacias le souvenir d'une ancienne polyploïdie. Ehrendorfer et coll. [1968] vont dans le même sens en considérant que les Angiospermes sont d'anciens polyploïdes[22] dérivant d'un groupe monophylétique diploïde. Pour S. & M. Mangenot [1962], le nombre dérivé de cette polyploïdie éventuelle (13 chez les Acacias) constitue néanmoins le nombre de base réel au départ d'un nouveau processus évolutif.

---

20. Pour d'autres auteurs ,l'arille est le résultat d'une adaptation à la dissémination.

21. Atchison [1948] estime que l'assemblage de la polyploïdie et de la diploïdie chez les Acacias *Gummiferae* (s/s genre *Acacia*) va de pair avec les caractères primitifs de ce groupe.

22. Anciens polyploïdes dont les ancêtres à 2n ont disparu (Favarger, cité par Mangenot, 1962).

12. POLLENS.

Deux conceptions s'affrontent sur le degré d'évolution des types d'apertures. De nombreux auteurs, tels que Wodehouse [1935], Takhtajan [1959], Sorsa [1969], considèrent que l'évolution s'est faite dans le sens :

pollen colpé → pollen colporé → pollen poré.

Guinet [1969] soutient une opinion contraire dans son mémoire sur les pollens de *Mimosoideae;* pour lui, le pollen colporé est plus évolué que le pollen poré.

L'étude des corrélations de caractères nous a conduit à considérer comme préférable cette dernière opinion. Nous admettons d'autre part, comme Guinet, que l'évolution se fait dans le sens :

petit pollen → gros pollen
columelles non visibles → columelles visibles.

C. EVOLUTION DU GENRE ACACIA

1. HYPOTHESE SUR LES CARACTERISTIQUES MORPHOLOGIQUES DES SOUCHES MERES DU GENRE ACACIA ET DE SES SOUS-GENRES.

Les trois sous-genres, *Aculeiferum, Acacia* et *Heterophyllum* dérivent vraisemblablement d'une souche primaire commune ainsi caractérisée :

plantule : collet saillant; hypocotyle développé (germination phanérocotylaire), cotylédons épais, pétiolés, auriculés, à nervation flabellée; nombreuses feuilles primordiales pennées;

appareil végétatif : adulte à feuilles composées bipennées[23], sur deux hélices foliaires, inerme, arborescent; stipules uninervées;

inflorescence : épi;

gousse : déhiscente, à graines sur un rang; valves peu épaisses;

graine : de petite taille, albuminée, à funicule non arillé sans orientation définie; téguments minces;

nombre chromosomique : diploïde;

pollen : poré.

Les souches secondaires ayant donné naissance aux différents sous-genres devaient manifester les tendances suivantes :

SOUS-GENRE ACULEIFERUM :

aiguillons épars; graine exalbuminée; autres caractères identiques à ceux de la souche primaire;

23. Souche elle-même dérivée de taxons à feuilles pennées.

SOUS-GENRE HETEROPHYLLUM :

cotylédons à pétiole court; feuille bipennée à tendance phyllode; graine à traces d'albumen; funicule non arillé orienté préalablement vers le bord raphéal; pollen colporé; autres caractères identiques à ceux de la souche primaire;

SOUS-GENRE ACACIA :

stipules spinescentes; funicule à orientation préalable antiraphéale; pollen colporé; autres caractères identiques à ceux de la souche primaire.

2. EVOLUTION DANS LES DIFFERENTS SOUS-GENRES D'ACACIAS.

Etant donné notre conception « phylogénique » de la taxonomie, les différents sous-genres dont nous proposons la création correspondent à autant de lignées distinctes.

a) SOUS-GENRE ACULEIFERUM (tableaux 2 et 3, schéma évolutif I).

A partir d'une souche commune dont les tendances sont précisées plus haut, se sont différenciées les sections *Monacanthea* et *Aculeiferum* par acquisition des caractères principaux suivants :

— « collet nul à subnul »; « précocité du stade ontogénique à 2 paires de pennes » (section *Monacanthea*);

— « aiguillons infrastipulaires (et infrapétiolaire) »; « funicule légèrement arillé » (section *Aculeiferum*).

Chaque section est plus ou moins évoluée selon le caractère considéré.

En raison de l'évolution asynchrone des caractères, il est difficile de comparer le niveau évolutif respectif des deux groupes. On ne peut donc proposer un schéma évolutif situant les deux sections l'une par rapport à l'autre. Nous nous contentons, dans le tableau 2, de préciser comment se fait la diversification des grandes tendances évolutives dans chacun des groupes du sous-genre, sans décider si, globalement, l'une des sections peut être considérée comme plus évoluée que l'autre.

Section Monacanthea.

Les espèces de ce groupe sont évoluées par les caractères :

collet nul à subnul,
aiguillons épars,
feuilles primordiales bipennées (sauf *A. greggii*),
stipules plurinervées,
funicule non arillé.

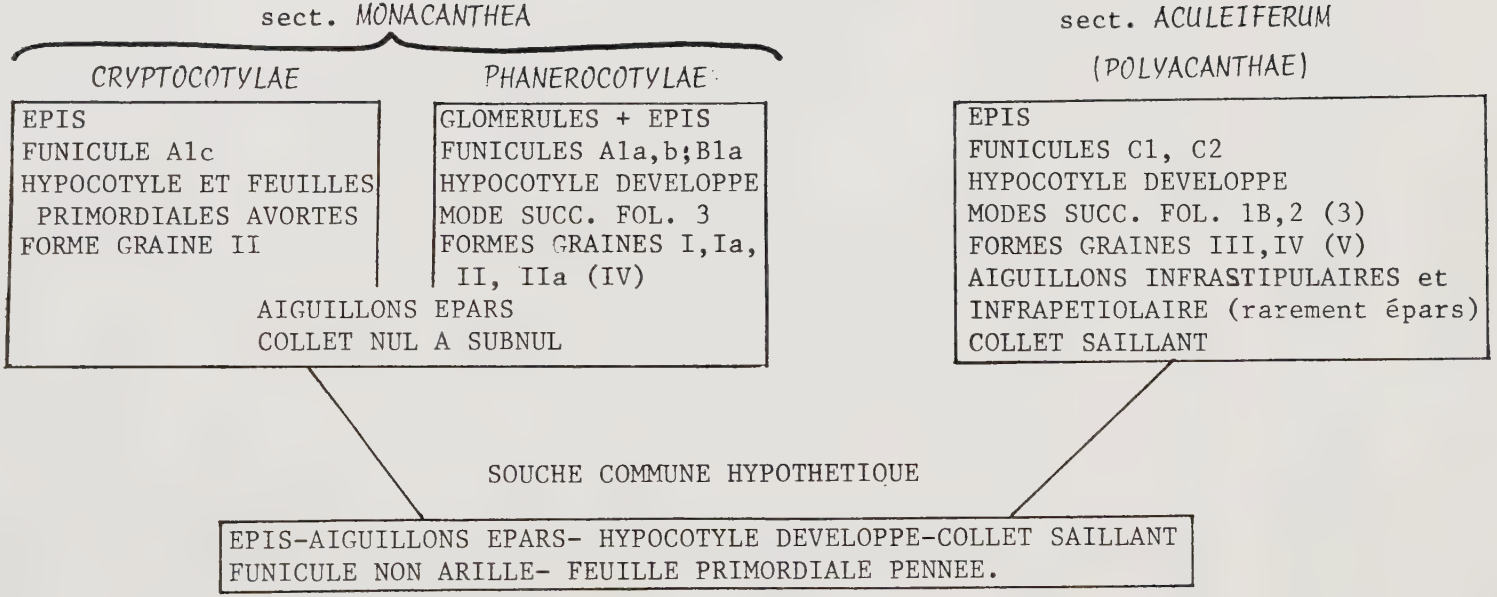


TABLEAU 2

DIVERSIFICATION DES GRANDES TENDANCES EVOLUTIVES DANS LE SOUS-GENRE ACULEIFERUM

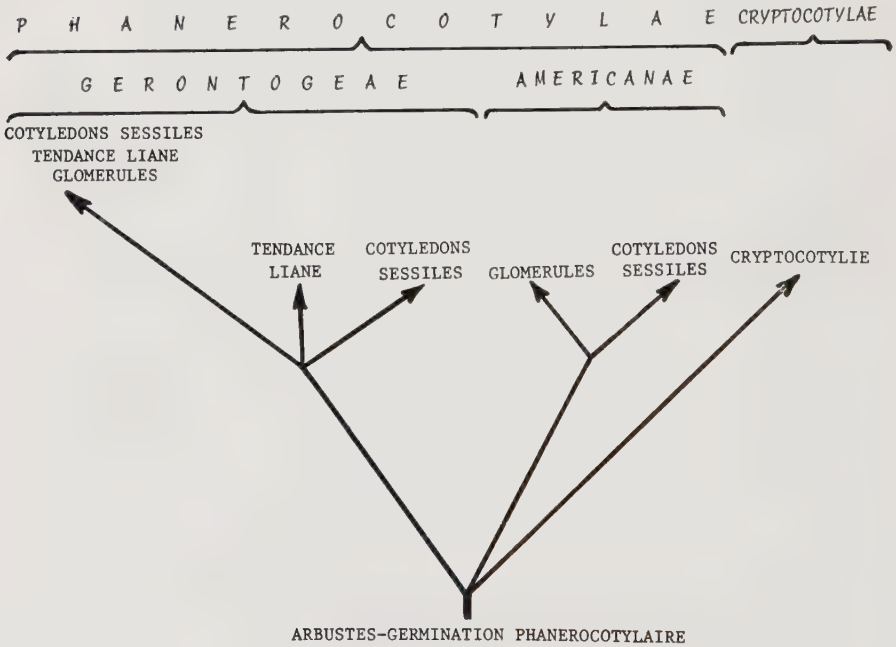
<table>
<tr><td colspan="5">P H A N E R O C O T Y L A E</td><td rowspan="2">CRYPTOCOTYLAE</td></tr>
<tr><td colspan="3">G E R O N T O G E A E</td><td colspan="2">A M E R I C A N A E</td></tr>
<tr><td colspan="2">ARBUSTES A TENDANCE LIANE</td><td colspan="4">A R B U S T E S</td></tr>
<tr><td>COTYLEDONS SESSILES</td><td>COTYLEDONS PETIOLES</td><td>COTYLEDONS SESSILES</td><td>COTYLEDONS PETIOLES</td><td>COTYLEDONS SESSILES</td><td>COTYLEDONS PETIOLES</td></tr>
<tr><td>GLOMERULES</td><td colspan="2">E P I S</td><td>GLOMERULES</td><td colspan="2">E P I S</td></tr>
<tr><td>brevispica kamerunensis (groupe pennata)</td><td>ataxacantha</td><td>donnaiensis</td><td>berlandieri</td><td>bonariensis</td><td>greggii</td></tr>
</table>

TABLEAU 3

(SECTION *MONACANTHEA*)

Certaines espèces sont évoluées par quelques caractères particuliers :
cotylédons sessiles à subsessiles à nervation parallèle à subparallèle (*A. bonariensis, donnaiensis*),
cryptocotylie et atrophie des premières feuilles (*A. greggii*),
glomérules floraux (*A. berlandieri* et groupe « *pennata* »),
lianes (*A. ataxacantha* et quelques espèces du groupe « *pennata* »).

Beaucoup d'espèces conservent les caractères primitifs « épis », « cotylédons pétiolés à nervation flabellée », « diploïdie ».



SCHEMA EVOLUTIF I
(SECTION *MONACANTHEA*)
HYPOTHESE SUR LA DIFFERENCIATION DES TENDANCES EVOLUTIVES
D'APRES QUELQUES CARACTERES VEGETATIFS ET FLORAUX

On assiste dans cette section à un éclatement en tendances évolutives très différentes. Les espèces étudiées (à l'exception de celles du groupe « *pennata* ») tendent ainsi à se situer isolément les unes par rapport aux autres. La sous-section des *Cryptocotylae* dérive vraisemblablement d'une souche de type *Phanerocotylae* par avortement des feuilles primordiales consécutif à la réduction de l'hypocotyle. Dans la sous-section des *Phanerocotylae*, la diversification

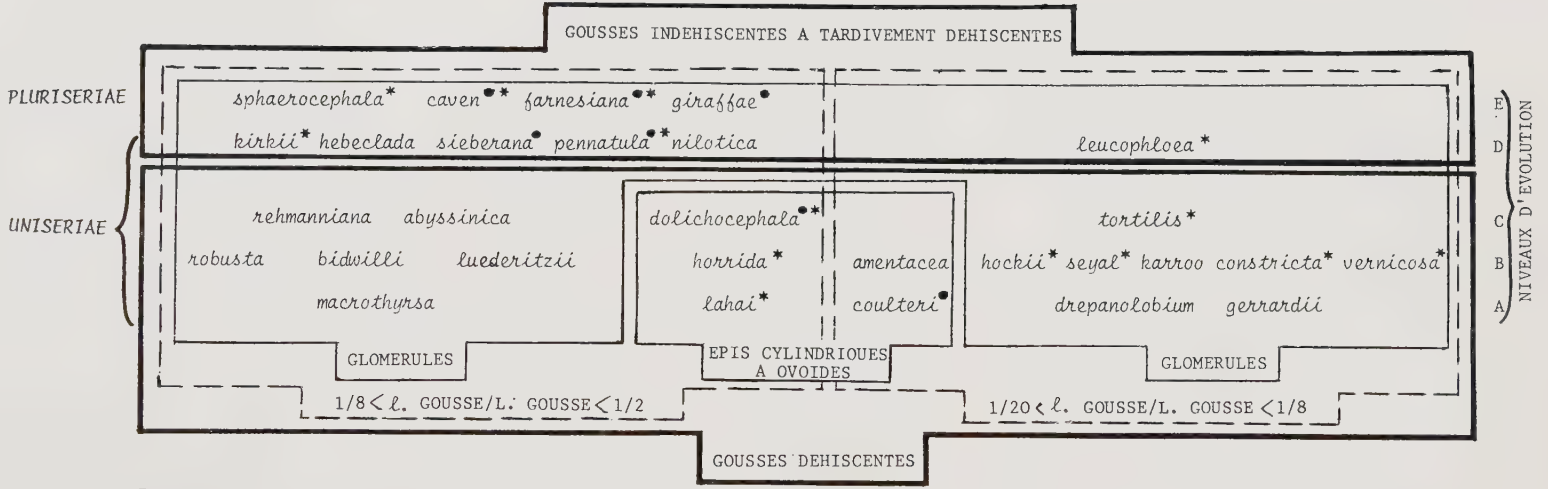
évolutive très poussée entraîne la perte du pétiole cotylédonaire, l'apparition des glomérules, de la polyploïdie, de la forme « liane », etc. C'est là un exemple remarquable d'évolution « buissonnante » déjà observé dans d'autres groupes, notamment chez les Abiétacées (Y. DE FERRE) et qui semble avoir été favorisé par l'isolement géographique (séries *Americanae* et *Gerontogeae*). Si l'on tente de situer les sous-groupes de cette section dans un même schéma évolutif (schéma I) en tenant compte de quatre caractères principaux (type de germination, état végétatif, inflorescence, pétiole cotylédonaire; cf. tableau 3), il apparaît nettement que, en dehors du groupe « *pennata* », dans lequel les quatre caractères choisis sont évolués, il est impossible de départager les autres subdivisions qui ont toutes au moins un caractère évolué. Ceci est une belle illustration d'asynchronie évolutive.

Section Aculeiferum.

Toutes les espèces sont légèrement surévoluées par les caractères du funicule (C1-C2), et très évoluées du fait de la présence de deux aiguillons infrastipulaires ou parfois d'un aiguillon infrapétiolaire (*A. senegal, polyacantha*). Par ses feuilles primordiales bipennées, *A. catechu* est plus évolué que toutes les autres espèces du groupe. Les caractères « épis », « cotylédons pétiolés à nervation flabellée », « collet saillant » sont une survivance de l'état primitif.

Dans cette section, l'unité phylétique est nette. Il ne semble pas qu'il faille considérer deux voies évolutives d'après le nombre de paires de pennes et les valeurs du rapport Lhm/Lrm. Il s'agit plutôt ici d'une même lignée dans laquelle les espèces peuvent être classées selon une continuité basée sur la corrélation globale de plusieurs caractères :

Espèces	Modes de succession foliaire	Classes Lhm/Lrm	N.p.P	N.p.f.
A. catechu	3	4	15-30	20-40
A. polyacantha	2	4	13-40	26-64
A. galpinii	2	4	10-12	15-40
A. caffra	2	3-5	11-15	25-40
A. senegal	(1B) 2	6	3-6	8-18
A. lenticularis	1B	6	2-3	6-8
A. laeta	(1B) 2	7	2-3	3-5
A. modesta	1 B (2)	7	2-3	3-5
A. nigrescens	2	7	2-4	1-2



Niveaux d'évolution	Classes Lhm/Lrm	classes Lgm/Etm	Formes des graines
E	1,(2)	1,(2)	Ia
D	1, 2	1,(2)	I,Ia,(IIa)
C	2	1	(I),Ia,(II)
B	2,3,(4)	(1),2,3	Ia,(Ic),II,IIa,(IIb,III)
A	(3),4	2,3	IIa,IIb,IIIa,IV

Classes Lhm/Lrm, Lgm/Etm et types de formes des graines aux différents niveaux d'évolution A, B, C, D, E.

TABLEAU 4

Nota : Les valeurs du rapport largeur gousse (ℓ.) / longueur gousse (L.) sont des valeurs moyennes.
• involucelle apical ; * présence d'albumen.

L'évolution pourrait se faire de *A. nigrescens* à *A. catechu*

— par disparition du mode de succession foliaire 1B et installation des modes 2 puis 3,

— par diminution de l'importance du hile par rapport à la trace raphéale,

— par augmentation du nombre de paires de pennes et de folioles.

En raison de l'unité phylétique de cette section, il ne nous a pas paru utile de chercher à réaliser un schéma évolutif du type de ceux que nous proposons pour les autres sous-genres et pour la section *Monacanthea*.

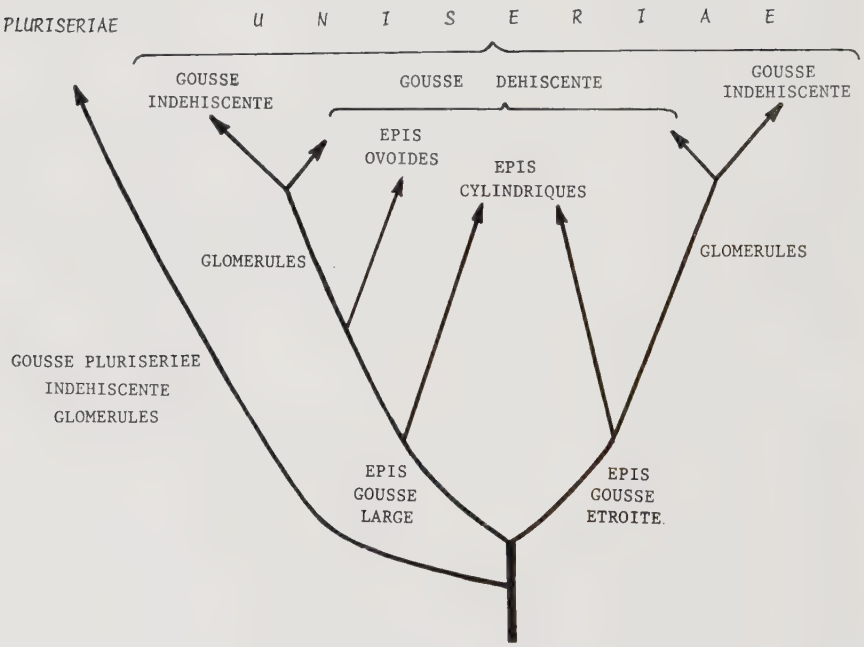
b) Sous-genre Acacia (tableau 4, schéma évolutif II).

Dans un ensemble monolithique tel que celui-ci, les problèmes de phylogénie sont délicats à résoudre. Afin d'apporter une première contribution à la recherche des affinités entre espèces, nous proposons un classement de celles-ci en un certain nombre de niveaux selon quelques tendances évolutives principales (tableau 4). Nous tenons compte pour cela de caractères qui apparaissent corrélatifs; d'après ceux-ci la différenciation évolutive se serait faite dans le sens suivant :

épis → glomérules,
déhiscence du fruit → déhiscence tardive ou indéhiscence du fruit,
graines sur un rang → graines sur plusieurs rangs,
graines larges et plates → graines étroites et épaisses,
longueur du hile > longueur de la trace raphéale → longueur du hile < longueur de la trace raphéale,
épaisseur relative des téguments séminaux faible → épaisseur relative des téguments séminaux élevée.

Il ne faut pas chercher dans le tableau 4 une représentation linéaire de l'évolution d'un même rameau phylétique, mais admettre plusieurs lignées issues d'une même souche (voir schéma évolutif II). La sous-section des *Pluriseriae* pourrait constituer l'une de ces lignées, dérivant d'une souche de type *Uniseriae* à gousses déhiscentes et épis, ayant évolué par acquisition des glomérules, de l'indéhiscence du fruit, de la plurisériation des graines, de la structure pulpeuse du fruit. Parallèlement, une lignée *Uniseriae* tendrait également vers l'acquisition de l'indéhiscence du fruit mais sans modification de structure interne de celui-ci et conserverait partiellement l'inflorescence en épis. On peut admettre, parmi les *Uniseriae*, la différenciation de deux rameaux évolutifs d'après les proportions de la gousse; ces rameaux se subdivisent

eux-mêmes symétriquement d'après les deux caractères « déhiscence-indéhiscence du fruit » et « type d'inflorescence » (cf. schéma évolutif II). L'ensemble de ce processus évolutif s'accompagne de modifications d'un certain nombre de caractéristiques morphologiques dont certaines sont mises en évidence dans le tableau 4. Dans chaque rameau peuvent se maintenir des caractères vestigiaux rappelant la souche originelle (albumen, modes de succession foliaire 1A, 1B, pollen poré...).



SCHEMA EVOLUTIF II

HYPOTHESE SUR LA DIFFERENCIATION DES TENDANCES EVOLUTIVES DANS LE S/S GENRE ACACIA D'APRES LES CARACTERES DES GOUSSES ET DES INFLORESCENCES

A l'intérieur de chaque lignée ainsi définie, la mise en évidence de sous-lignées demeure très difficile tant que le nombre d'espèces étudiées ne sera pas plus important. On peut néanmoins remarquer que la nette distinction entre *A. sphaerocephala* d'une part et les *A. farnesiana-caven-giraffae* d'autre part est le signe d'une divergence phylétique au sein des *Pluriseriae*. Il faut noter également

des affinités parentales très certaines entre les *A. hockii, seyal, karroo, constricta, vernicosa;* ces espèces ont toutefois évolué séparément, après détachement probable d'une souche phylétique commune, dans deux continents différents : l'Afrique (*A. seyal, hockii, karroo*) et l'Amérique (*A. constricta, vernicosa*). Remarquons aussi la place phylétique très remarquable d'*A. dolichocephala* qui se situe à la charnière évolutive entre espèces à épis et espèces à glomérules. Notons enfin certains points communs entre espèces que nous situons dans des lignées différentes : entre *Pluriseriae* et *Uniseriae* à gousses indéhiscentes ou entre les *A. seyal, hockii, karroo*, les *A. lahai, horrida* et *A. dolichocephala.* Ceci est le résultat de convergences morphologiques à des niveaux évolutifs analogues.

c) Sous-genre Heterophyllum (tableaux 5 à 8, schémas évolutifs III à V).

Nous avons tout au long de nos observations sur les Acacias de ce sous-genre insisté sur la grande diversification que l'on y observe. Nous concevons cet ensemble comme le résultat d'un « éclatement » en tendances évolutives très diverses. Ce groupe immense, surévolué par sa feuille, le plus souvent par son funicule[24] et parfois par ses stipules, manifeste encore une aptitude à évoluer par ses caractères foliaires (modes de succession foliaire 1B, 2; modes mixtes), c'est-à-dire conserve à ce point de vue une certaine « plasticité ».

Chaque section de ce sous-genre nous paraît correspondre à une lignée distincte. Les lignées *Heterophyllum* et *Uninervea* sont définies par les caractères biochimiques (flavonoïdes) et végétatifs (nervation foliaire). La lignée *Pulchelloidea,* par ses caractères ontogéniques très précis, se différencie nettement des deux précédentes.

L'évolution asynchrone des caractères dans chaque lignée ne permet pas de synthétiser dans un même panorama général l'ensemble des tendances évolutives qui s'y manifestent. Seule une approche partielle des grands courants évolutifs est possible par le choix restrictif de quelques caractères dans chaque section considérée isolément. C'est ce que nous avons tenté dans les schémas III, IV, V, valables uniquement pour les caractères foliaires et floraux.

Section Heterophyllum (tableaux 5, 6; schéma évolutif III).

Cette section paraît la plus primitive. En effet elle renferme
— la plupart des espèces à épis du sous-genre,

24. La surévolution du funicule (arille funiculaire) se traduit par une surévolution corrélative du hile dont l'importance augmente par rapport à la trace raphéale. Les valeurs du rapport Lhm/Lrm sont ainsi comparables à celles que l'on relève sur des graines à caractéristiques hilo-raphéales primitives.

— plusieurs espèces à phyllodinisation retardée (responsable du feuillage mixte des *A. koa et heterophylla*[25]) et à graines non arillées.

Guinet a d'autre part observé l'absence de sillons sur les pollens de *A. confusa* (communication personnelle) et de quelques autres Acacias qui, par leurs caractéristiques morphologiques, s'incluent dans notre section *Heterophyllum* (*mangium, latifolia, complanata, simplicifolia*). Cet auteur remarque d'ailleurs que les espèces plurinerves ont les caractères polliniques les moins différenciés. Par leurs pollens peu différenciés et parfois porés, les Acacias de cette section ont des caractères primitifs. La plurinervation du phyllode pourrait donc être considérée comme un caractère plus archaïque que la nervation unique. Ceci est corroboré par les données paléobotaniques puisque les premiers fossiles d'Acacias à phyllodes étaient vraisemblablement plurinervés (Cookson, 1954). Mais nous n'admettons pas pour autant, comme Guinet, que l'uninervation dérive de la plurinervation.

Dans l'ensemble de cette section s'expriment deux tendances évolutives, essentiellement déterminées par le type d'inflorescence, qui correspondent aux séries *Spiciferae* et *Globiferae*. Les *Spiciferae*, en raison de la présence d'épis et de pollens les moins différenciés (Guinet, 1969), peuvent être considérées comme les plus primitives. Dans chacune de ces lignées une convergence de formes est décelable car on observe de part et d'autre des espèces à section phyllodiale épaisse. Ceci apparaît bien dans le schéma évolutif III indiquant les niveaux relatifs d'évolution et la diversification des tendances évolutives d'après les caractères foliaires et floraux.

Sous-section Spiciferae (tableau 5, schéma évolutif III).

Cet ensemble est très diversifié. Plusieurs tendances évolutives s'y manifestent en liaison avec des caractères de l'appareil végétatif (phyllodes de section épaisse à linéaire, phylloclade, spinescence stipulaire, hélices foliaires surnuméraires...), des graines (écusson de taille variable, types de formes très différents), ou des gousses (larges ou étroites). La présence d'épis et de poils glanduleux épars fréquents ainsi que l'existence de deux types très voisins de funicules (D8, C3) confèrent à cet ensemble une certaine unité phy-

25. *A. willardiana* Rose est dans le même cas. Il s'agit d'une espèce américaine que Bentham classe par erreur parmi les *Prosopis (P. heterophylla)*. Cette méprise s'explique car Bentham n'a pu observer les fleurs de cette espèce. Celle-ci est d'ailleurs classée parmi les « *species dubiae* » dans la révision des Mimosées de 1875. Il s'agit d'un Acacia à phyllodes authentique que Bentham aurait situé parmi les *Juliflorae*. Notons que Britton & Rose [1928] ont d'abord placé cette espèce dans le genre *Senegalia* en réhabilitant le nom d'espèce *heterophylla*.

<table>
<tr><td>HELICES FOLIAIRES SURNUMERAIRES</td><td colspan="5">2 H E L I C E S F O L I A I R E S</td></tr>
<tr><td>STIPULES EPINEUSES</td><td colspan="4">S T I P U L E S L I M B E E S N O N E P I N E U S E S</td><td>STIPULES FILIFORMES</td></tr>
<tr><td>O AURICULE COTYLEDONAIRE</td><td colspan="5">2 A U R I C U L E S C O T Y L E D O N A I R E S</td></tr>
<tr><td colspan="5">P H Y L L O D E S</td><td>PHYLLOCLADES</td></tr>
<tr><td colspan="2">SECTION DU PHYLLODE LINEAIRE</td><td colspan="2">SECTION DU PHYLLODE SUBELLIPTIQUE A FORTEMENT NERVUREE</td><td colspan="2">SECTION DU PHYLLODE LINEAIRE</td></tr>
<tr><td>GOUSSES ETROITES</td><td colspan="2">GOUSSES LARGES A MOYENNEMENT LARGES</td><td colspan="3">G O U S S E S E T R O I T E S</td></tr>
<tr><td>oxycedrus</td><td>kempeana
craspedocarpa</td><td>grasbyi
brachystachya</td><td>coolgardiensis
gracilifolia</td><td>doratoxylon
acuminata
longifolia</td><td>triptera</td></tr>
</table>

T A B L E A U 5

SPICIFERAE

(SECTION *HETEROPHYLLUM*)

létique. Néanmoins le concept de « mosaïque » d'espèces peut être ici utilisé car les liens parentaux entre taxons apparaissent très difficiles à cerner.

A. oxycedrus manifeste des caractères très évolués (absence d'auricules cotylédonaires, spinescence stipulaire, hélices foliaires surnuméraires).

A. triptera, primitif par ses cotylédons (pétiolés auriculés) est très surévolué par son appareil végétatif (phylloclades). Parmi les espèces dépourvues de phylloclades, deux tendances évolutives pourraient être définies selon les types de gousses (larges ou étroites). Dans l'ensemble, les espèces se juxtaposent les unes aux autres dans chacune de ces deux voies. Certaines affinités phylétiques permettent néanmoins de rapprocher les *A. grasbyi* et *brachystachya.* Les espèces à phyllodes à section épaisse *(A. grasbyi, brachystachya, coolgardiensis, gracilifolia)* sont plus surévoluées que les espèces à phyllodes à section linéaire.

Sous-section Globiferae (tableau 6, schéma évolutif III).

Dans ce groupe peut se manifester une tendance à la corrélation des caractères « glomérules racémeux », « phyllodes à section linéaire », « phyllodinisation tardive » et, symétriquement, des caractères « glomérules solitaires à fasciculés », « phyllodes à section épaisse » et « phyllodinisation précoce ». Ces corrélations traduisent deux niveaux évolutifs : selon le caractère considéré, l'un est peu évolué (glomérules racémeux) à légèrement surévolué (phyllodes aplatis, tardifs), l'autre évolué (glomérules fasciculés à solitaires) à nettement surévolué (phyllodes épais, précoces).
Le groupe *A. stenophylla - heterophylla - koa* apparaît ainsi l'un des moins évolués parmi les *Globiferae* si, en plus des caractères floraux et foliaires, on tient compte du type de funicule (non arillé) et de la présence possible d'albumen. Néanmoins, certains caractères de ce groupe ayant évolué asynchroniquement sont plus avancés : téguments séminaux épais et cotylédons sessiles, pollens de grande taille à exine différenciée et tétraploïdie des *A. heterophylla* et *koa.* Tout ce groupe pourrait donc dériver d'un même rameau phylétique.

A. peuce, espèce évoluée à surévoluée par les caractères floraux et foliaires, se situe sur un rameau phylétique particulier qu'il est très difficile de rattacher aux autres.

Le groupe *A. melanoxylon-cyclopis* peut être en liaison phylétique avec *A. confusa,* en raison notamment de la ressemblance des types de funicules (B3-D6). *A. confusa* est plus évolué que les deux autres espèces par les caractères floraux et foliaires mais moins évolué par les caractères polliniques.

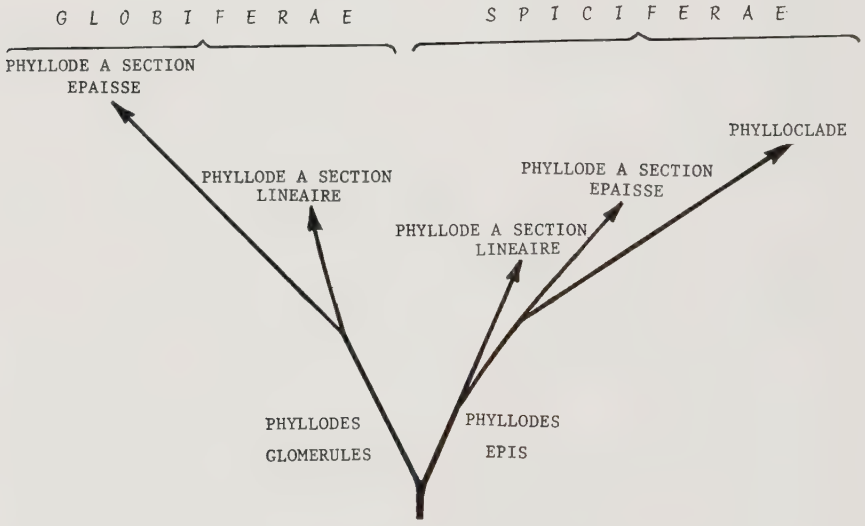
F U N I C U L E S A1b,B1(a)b (C3)		FUNICULE B3	FUNICULE D6	FUNICULE D2	FUNICULE D5	F U N I C U L E D8		
SECT. PHYLL. SUBRECT.	SECTION PHYLLODE LINEAIRE			SECTION PHYLLODE SUBRECT. A SUBLOS.		SECT.PHYLL. SUBELL. OBL.	SECT. PHYLL. LINEAIRE	
PHYLLODIN. PRECOCE	PHYLLODIN. TARDIVE	PHYLLODIN. PRECOCE	PHYLLODIN. MOYT. PREC. A TARDIVE	PHYLLODINISATION MOYT. PRECOCE		PHYLLODIN. PRECOCE	PHYLLODINISATION TARDIVE	
GLOMERULES SOLITAIRES	GLOMERULES RACEMEUX (RART. SOL. A PANIC.)	GLOMERULES SOLIT. A FASCICULES	GLOMERULES RACEMEUX (RART. SOL.)	GLOMERULES RACEMEUX OU SOLIT.	GLOMERULES ISOLES A FASCICULES	GLOMERULES FASCICULES	GLOMERULES RACEMEUX	GLOMERULES SOLIT. A FASCICULES
peuce	*stenophylla heterophylla koa*	*confusa*	*cyclopis melanoxylon*	*calamifolia*	*tetragonophylla*	*farinosa sowdeni*	*implexa*	*elongata subporosa*

T A B L E A U 6

GLOBIFERAE

(SECTION *HETEROPHYLLIUM*)

A. calamifolia pourrait avoir des liens parentaux avec *A. tetragonophylla.*
Les espèces *elongata, farinosa, sowdeni, subporosa, implexa,* surévoluées par les caractères du funicule (D8), sont vraisemblablement proches phylétiquement. *A. implexa* est relativement plus primitif par le groupement de ses inflorescences en grappes et le retard de la phyllodinisation. Ses liens phylétiques avec les quatre autres espèces sont possibles.



SCHEMA EVOLUTIF III
(SECTION *HETEROPHYLLUM*)
HYPOTHESE SUR LA DIFFERENCIATION DES TENDANCES EVOLUTIVES
D'APRES LES CARACTERES FOLIAIRES ET FLORAUX

Section Uninervea (tableaux 7a b, schéma évolutif IV)

Dans cet important ensemble toutes les espèces, à l'exception des *A. graffiana* et *ulicifolia,* sont surévoluées par leur funicule (D1, D2, D3, D4, D8). La présence d'un albumen *(A. graffiana, strongylophylla, victoriae)* et d'un pétiole cotylédonaire *(A. rossei, suaveolens)* rappellent les caractères primitifs de la souche.
Le schéma IV donne une indication sommaire du niveau d'évolution relatif des taxons et de la diversification des tendances évolutives dans cette section, d'après le type foliaire et le mode de groupement des fleurs et inflorescences.

Les espèces à hélices surnuméraires et stipules filiformes n'appartiennent pas nécessairement à une lignée pure. *A. ulicifolia* se distingue en effet des *A. rossei* et *conferta,* notamment par la nervation stipulaire, la largeur relative des gousses, la couleur et les dimensions des graines et le type de funicule. Ces deux dernières espèces pourraient avoir des affinités phylétiques. D'autre part *A. verticillata* s'insère sur une lignée très voisine mais distincte en raison du type d'inflorescence et de la nervation stipulaire.

A. strongylophylla et *A. victoriae* ont des liens phylétiques probables. Bien que distinct par plusieurs caractères, *A. armata* doit néanmoins se placer sur un rameau phylétique voisin de celui de ces deux espèces et à un niveau évolutif analogue (spinescence stipulaire, cotylédons sessiles, funicule D8...)[26].

Les *A. ligulata, rotundifolia* et *acinacea,* très évolués par les caractères cotylédonaires, apparaissent liés phylétiquement (surtout les deux dernières espèces, à petit écusson séminal, funicule D1, 1re feuille à 2p.f. etc.).

L'ensemble des Acacias *Disconidae* et *Urceolae,* à caractéristiques homogènes, est relativement primitif par le groupement des inflorescences (en grappes) et par la présence de feuilles bipennées dans certaines espèces, mais est très évolué par les caractères cotylédonaires (pétiole nul, faible tendance à la disparition des auricules). Le groupe des *Disconidae* est étroitement apparenté aux *Urceolae.* Rappelons en effet que, dans ce dernier groupe, les glandes nidiformes précèdent généralement les glandes urcéolées au cours de l'ontogénie. Selon les lois de Pavlow et Mazenot la glande nidiforme peut être, soit la préfiguration prophétique de la future glande foliaire dans ce rameau évolutif, soit au contraire le souvenir d'un type glanduleux ancestral. Il est difficile de trancher à ce sujet. Un tel fait ontogénique confirme toutefois les liens phylétiques entre les deux groupes. De nombreuses espèces de ces deux groupes peuvent être mises en série selon les valeurs de Lgm, Lecm/Lgm, Lc2m et le nombre de paires de folioles de la première feuille. Nous avons insisté sur ce fait dans les précédents articles sur les Acacias à phyllodes (pp. 79, 82) et sur les graines d'Acacias (pp. 49, 50). De telles corrélations sont la preuve de liens phylétiques étroits entre espèces et entre *Disconidae* et *Urceolae.* Ces groupes dérivent certainement d'une même souche constituée de taxons bipennés et dont certains rameaux ont surévolué par formation des phyllodes. *A. undulifolia* et *A. hispidula,* légèrement plus

26. Les points communs entre *A. armata* et *A. strongylophylla,* confirmés par l'étude de la graine, semblent donc moins le résultat de convergences de formes, comme nous le pensions plus haut (Acacias insulaires, *Phyllodineae,* p. 81, 1970) que l'illustration de la proximité des lignées évolutives.

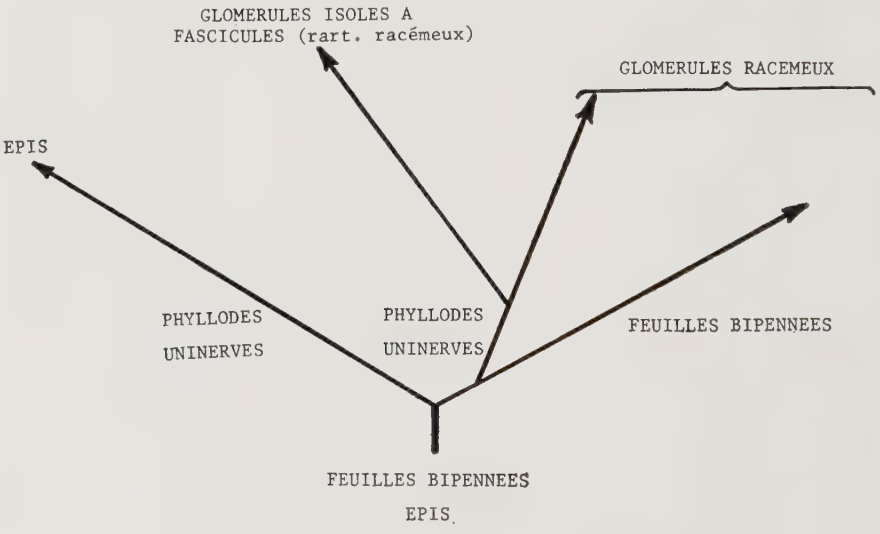
P H Y L L O D E S								
E P I S	GLOMERULES ISOLES A FASCICULES RAREMENT RACEMEUX							
HELICES FOLIAIRES SURNUMERAIRES	2 H E L I C E S F O L I A I R E S							
STIPULES FILIFORMES	STIPULES SPINESCENTES		STIPULES LIMBEES NON SPINESCENTES					
2 AURICULES COTYLEDONAIRES	AURICULES COT.NULLES	2 AURICULES COTYLEDONAIRES	AURICULES COT. NULLES	2 AURICULES COTYLEDONAIRES				
F U N I C U L E S D1,D8	FUNICULE A1b	F U N I C U L E D8	FUNICULE D1	F U N I C U L E D8			FUNICULES D1,D4	
G L A N D E S N I D I F O R M E S					A D I S C I F O R M E S			
verticillata	*rossei conferta*	*ulicifolia*	*victoriae*	*strongylophylla armata*	*rotundifolia acinacea*	*ligulata*	*dodonaeifolia glandulicarpa stricta*	*undulifolia hispidula*

TABLEAU 7a
(SECTION *UNINERVEA*)

<table>
<tr><td colspan="3">P H Y L L O D E S</td><td>FEUILLES BIPENNEES OU PHYLLODES</td><td>FEUILLES BIPENNEES</td></tr>
<tr><td colspan="5">G L O M E R U L E S R A C E M E U X A X I L L A I R E S
(grappes de glomérules parfois terminales)</td></tr>
<tr><td colspan="5">2 H E L I C E S F O L I A I R E S</td></tr>
<tr><td colspan="5">S T I P U L E S L I M B E E S N O N
S P I N E S C E N T E S</td></tr>
<tr><td colspan="5">2 A U R I C U L E S C O T Y L E D O N A I R E S (sauf exceptions chez les Acacias bipennés)</td></tr>
<tr><td>FUNICULE
D8</td><td>FUNICULES
A1b,B1b</td><td>F U N I C U L E S
D2,D3</td><td colspan="2">F U N I C U L E
D1</td></tr>
<tr><td colspan="3">G L A N D E S N I D I F O R M E S A D I S C I F O R M E S</td><td colspan="2">GLANDES URCEOLEES</td></tr>
<tr><td>suaveolens</td><td>graffiana</td><td>notabilis - wattsiana
retinodes - rubida</td><td>ACACIAS DISCONIDAE</td><td>ACACIAS URCEOLAE</td></tr>
</table>

TABLEAU 7b
(SECTION *UNINERVEA*)

évolués par le groupement axillaire des inflorescences, sont néanmoins apparentés à cet important ensemble. En effet, le type de funicule est identique (D1) ou très voisin (D4) ; d'autre part ces deux espèces s'incluent bien dans le classement en série des *Disconidae-Urceolae* précédemment évoqué. A proximité immédiate de cet ensemble il faut également situer les *A. notabilis, retinodes, rubida, wattsiana* qui illustrent une légère variante dans l'évolution du type de funicule (D2-D3) et les *A. graffiana* et *suaveolens* en raison de la communauté des types d'inflorescences (grappes de glomérules). De même l'ensemble *A. dodonaeifolia, glandulicarpa, stricta,* évolué par les caractères cotylédonaires (pétiole nul à subnul, parfois court chez *A. dodonaeifolia*) pourrait être plus ou moins directement lié aux *Disconidae-Urceolae*. Il n'est pas exclu que ces trois espèces aient des rapports avec des taxons à phyllodes parallélinerves et funicule D8 *(A. elongata, farinosa...)* du fait de la double nervation possible du phyllode d'*A. stricta* et de la longue nervure accessoire phyllodiale des *A. dodonaeifolia* et *glandulicarpa*.



SCHEMA EVOLUTIF IV
(SECTION *UNINERVEA*)
HYPOTHESE SUR LA DIFFERENCIATION DES TENDANCES EVOLUTIVES
D'APRES LES CARACTERES FOLIAIRES ET FLORAUX

Section Pulchelloidea (tableau 8, schéma évolutif V)

Les espèces de cette section ont des caractères communs marquant un haut degré d'évolution. Ainsi, les funicules sont sur-

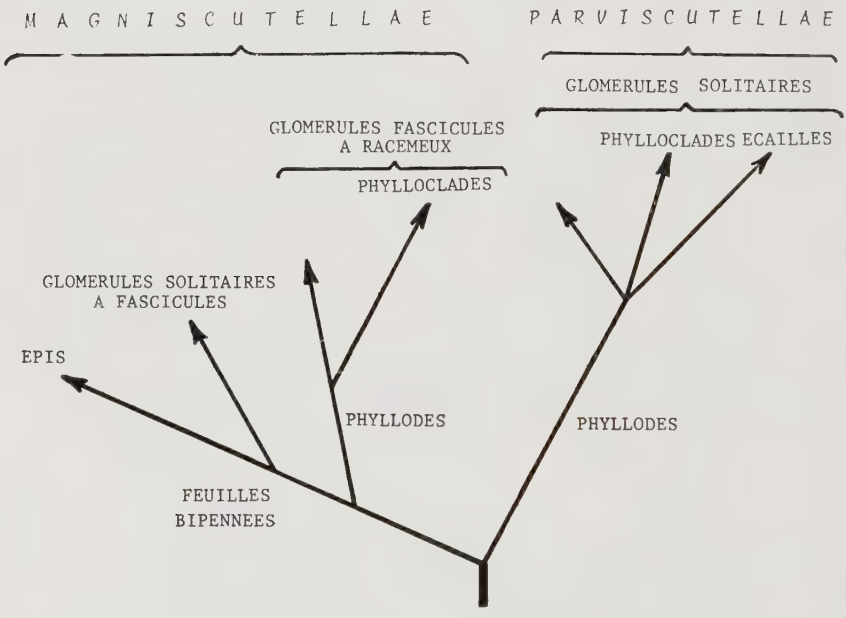
<table>
<tr><td colspan="5">M A G N I S C U T E L L A E</td><td colspan="3">P A R V I S C U T E L L A E</td></tr>
<tr><td rowspan="2">ÉPIS
SOLITAIRES</td><td colspan="4">G L O M É R U L E S</td><td colspan="3" rowspan="2"></td></tr>
<tr><td>SOLITAIRES A FASCICULES</td><td colspan="3">FASCICULÉS A RACEMEUX
(RAREMENT SOLITAIRES)</td></tr>
<tr><td colspan="2">FEUILLES BIPENNÉES</td><td colspan="2">P H Y L L O D E S</td><td>PHYLLOCLADES</td><td>PHYLLODES</td><td>PHYLLOCLADES</td><td>ÉCAILLES</td></tr>
<tr><td colspan="2">STIPULES FILIFORMES</td><td>STIPULES
SPINESCENTES</td><td colspan="2">STIPULES LIMBÉES</td><td colspan="2">STIPULES FILIFORMES</td><td>STIPULES
LIMBÉES</td></tr>
<tr><td colspan="4">AURICULES COTYLÉDONAIRES NULLES</td><td>2 AURICULES
COTYLÉDONAIRES</td><td colspan="3">AURICULES COTYLÉDONAIRES NULLES</td></tr>
<tr><td>drummondii</td><td>pulchella
pentadenia</td><td>urophylla</td><td>myrtifolia</td><td>diptera
extensa</td><td>amblygona</td><td>continua</td><td>spinescens</td></tr>
</table>

TABLEAU 8

(SECTION *PULCHELLOIDEA*)

évolués (types D1, D7, D8), les cotylédons évolués (pétiole nul). Par ailleurs, pour beaucoup d'espèces de cet ensemble, la tendance plus ou moins prononcée à la spinescence stipulaire ainsi que l'absence d'auricules cotylédonaires constituent des caractères évolués.

Nous considérons que les deux sous-sections *Magniscutellae* et *Parviscutellae* correspondent à deux sous-lignées distinctes (voir schéma évolutif V). Les trois espèces bipennées de la sous-section *Magniscutellae*, à téguments séminaux minces, illustrent une tendance relativement primitive. Dans ce groupe, *A. drummondii*, par la présence des épis, peut être considéré comme l'espèce la moins évoluée; par contre, *A. pulchella* présente les caractères les plus évolués : spinescence des rameaux axillaires, réduction du pétiole et du nombre de paires de pennes, glande foliaire pédonculée, réduction des feuilles des rameaux épineux à l'état d'écailles (tendance surévolutive).



SCHEMA EVOLUTIF V

(SECTION *PULCHELLOIDEA*)

HYPOTHESE SUR LA DIFFERENCIATION DES TENDANCES EVOLUTIVES D'APRES LES CARACTERES FOLIAIRES ET FLORAUX

Parmi les autres espèces des deux sous-sections la surévolution s'exprime largement (phyllodes, phylloclades, écailles). Caractères à tendances primitive (cotylédons auriculés, grappes de glomérules)

ou surévoluée (phyllodes, phylloclades) se juxtaposent chez les *A. diptera* et *extensa*. Le schéma évolutif V donne à titre d'hypothèse les niveaux d'évolution et les tendances évolutives que l'on peut distinguer dans la section *Pulchelloidea* d'après les groupements des fleurs et inflorescences et les caractéristiques de l'appareil végétatif. La sous-section des *Parviscutellae* y apparaît plus évoluée que la sous-section des *Magniscutellae*.

3. NIVEAUX RELATIFS D'EVOLUTION ET LIENS PHYLETIQUES ENTRE SOUS-GENRES.

Il est nécessaire de dire quelques mots préalables du groupe des *Filicinae* Benth. dont nous n'avons pu entreprendre l'étude ontogénique et séminologique faute de matériel sûr. Bentham, qui fait de ce groupe une série, n'y reconnaît que deux espèces. Britton & Rose le détachent des Acacias et créent le genre *Acaciella* dans lequel ils distinguent près de 50 espèces pour la seule Amérique du Nord. Il s'agit de plantes ligneuses, rarement herbacées, inermes, diploïdes (Turner & Fearing, Atchison), à feuilles bipennées et pétiole non glanduleux, glomérules axillaires fasciculés rarement terminaux paniculés, pollens porés groupés par 8 en petites polyades (Guinet), gousses papyracées larges ou moyennement larges à étroites (largeur inférieure à égale au 1/10 de la longueur), funicule séminal filiforme. Dans le cadre de la classification nouvelle que nous proposons ce groupe pourrait constituer, soit un sous-genre distinct, soit une section particulière du sous-genre *Aculeiferum*. Il s'agit d'un groupe primitif par l'absence de spinescence, caractère corrélatif du type pollinique poré. Par la disposition des fleurs et inflorescences, il se situe à un même niveau évolutif que les espèces à glomérules de la section *Monacanthea* du sous-genre *Aculeiferum*, voire même à un niveau plus élevé lorsque les glomérules sont fasciculés. Par les caractères du fruit, *Filicinae* et sous-genre *Aculeiferum* marquent un même degré d'évolution. Guinet a étudié trois espèces *Filicinae* et déduit que ce groupe, très proche par son pollen poré des *Vulgares* Benth. (= s/s genre *Aculeiferum*) constitue la souche d'où sont issus les Acacias bipennés australiens et les *Vulgares* Benth. Les liens entre les *Filicinae* et le sous-genre *Aculeiferum* sont en effet manifestes. Ces deux groupes doivent dériver d'un ancêtre commun dont les caractéristiques sont vraisemblablement proches à plusieurs points de vue de celles des *Filicinae* actuelles (feuilles bipennées, absence de spinescence, épis, gousses larges, pollens porés, petites polyades, faible nombre de monades par polyade, funicule séminal filiforme, nombre diploïde de chromosomes).

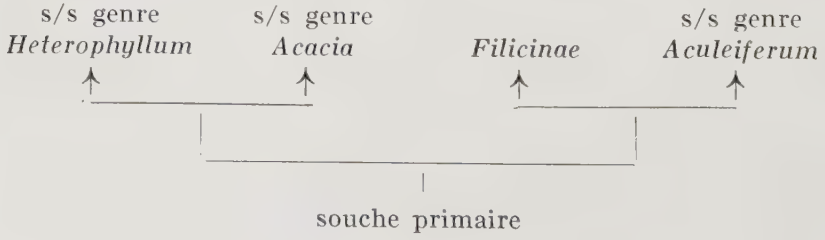
Selon la conception de Guinet, les caractères polliniques indiquent que les *Filicinae* et le sous-genre *Aculeiferum* ont des affi-

nités avec le sous-genre *Heterophyllum*. Dans cette hypothèse le sous-genre *Acacia* se trouve nettement isolé par rapport aux autres groupes du genre *Acacia*. Guinet cite à l'appui de sa thèse l'exemple d'espèces à phyllodes *(A. complanata, A. confusa, A. latifolia, A. mangium, A. simplicifolia)* à pollens porés, appartenant à notre sous-genre *Heterophyllum* où le pollen est typiquement colporé et celui d'une espèce à feuilles bipennées *(A. ferruginea)*, à pollens colporés (ébauche de 4 sillons), appartenant à notre sous-genre *Aculeiferum* où le pollen est typiquement poré. Si ces deux groupes ont des potentialités identiques du point de vue pollinique, cela ne suffit pas, à notre sens, pour affirmer des liens étroits entre eux. Cet argument n'a d'ailleurs de valeur que dans la mesure où le type pollinique poré n'apparaît jamais dans le sous-genre *Acacia*. Or, il n'en est rien puisque *A. coulteri*, que nous classons dans ce sous-genre et dont l'adulte est inerme, alors que la plantule est munie de stipules spinescentes (cf. loi de Pavlow), a un pollen poré du type *Filicinae-Aculeiferum*. Par ailleurs, les sous-genres *Heterophyllum* et *Acacia* ont un certain nombre de points communs tels que :

absence d'aiguillons,
pollens colporés (sauf *A. coulteri*),
spinescence stipulaire (possible chez l'un, obligatoire chez l'autre),
albumen possible,
diversification analogue des types de gousses (largeur relative, forme, épaisseur des valves) et des graines (taille, forme, dimensions relatives de l'écusson).

Contrairement à l'opinion de Guinet, nous rapprochons ainsi les sous-genres *Heterophyllum* et *Acacia*. Nous associons par ailleurs les *Filicinae* au sous-genre *Aculeiferum*.

On peut donc imaginer que la souche primaire du genre s'est dissociée en deux fractions, l'une acquérant notamment les tendances « pollen colporé », « spinescence stipulaire » et gardant le souvenir « graine albuminée » (sous-genres *Acacia* et *Heterophyllum*), l'autre conservant les caractères primitifs « pollen poré » et « absence de spinescence stipulaire » mais à graines débarrassées de l'albumen (*Filicinae*, sous-genre *Aculeiferum*).



Le pollen exceptionnellement poré de quelques espèces des sous-genres *Heterophyllum* et *Acacia* constituerait un caractère relictuel. Le pollen colporé d'*A. ferruginea,* dans le sous-genre *Aculeiferum,* exprimerait une tendance latente dans le groupe et pourrait indiquer le sens futur de l'évolution.

La recherche des niveaux relatifs d'évolution des différents groupes se heurte à de très grandes difficultés. Du fait d'une grande diversification des caractères et de l'évolution asynchrone de ceux-ci, il est impossible de préciser dans un tableau rassemblant tous les caractères connus le degré d'évolution relatif des groupes. On ne peut traiter les caractères que séparément. Ainsi, à titre d'exemple, le sous-genre *Heterophyllum* est, dans l'ensemble, surévolué par les caractères foliaires, évolué par son type pollinique, mais à tendance primitive par l'absence quasi totale de spinescence et la présence d'albumen dans la graine. Comment décider, d'autre part, du niveau relatif d'évolution des caractères « aiguillons » et « épines stipulaires » ? Certains auteurs ont néanmoins pris position à ce sujet. Ainsi, Andrews [1914], Cambage [1928] et Atchison [1948] voient dans les *Gummiferae* Benth. (= s/s genre *Acacia*) le groupe le plus primitif; Guinet, au contraire, considère ce groupe comme le plus évolué. Les trois sous-genres ayant tous, à divers égards, des caractères évolués, il est délicat de les départager tant leur évolution s'est faite dans des sens différents. On peut simplement dire que le groupe des *Filicinae* conserve une partie des caractères primitifs de la souche commune et admettre que les sous-genres *Heterophyllum* et *Acacia* ont encore une certaine plasticité, c'est-à-dire une aptitude à évoluer encore, notamment par leurs feuilles. Cette « jeunesse » est particulièrement sensible chez les Acacias du sous-genre *Heterophyllum.* Elle se traduit aujourd'hui par une extraordinaire richesse de formes. L'abondance des espèces à phyllodes, dont beaucoup simulent des feuilles de groupes très éloignés des *Mimosoideae,* symbolise l'étonnante vitalité de ce sous-genre.

4. CHOROLOGIE ET DIFFERENCIATION DU GENRE ACACIA.

a) Données chorologiques générales.

Ces données sont résumées dans 4 cartes donnant le périmètre d'extension principale de chaque grand groupe. Ces cartes ne constituent qu'une première esquisse. Elles devront être précisées par une étude analytique poussée, donnant notamment des indications sur la densité des espèces.

Le sous-genre *Heterophyllum* a une aire globalement centrée sur l'Australie. Cette aire s'étend vers l'Ouest, à travers l'Océan Indien,

jusqu'aux îles de la Réunion et Maurice, vers le Nord jusqu'à Formose et à l'est, à travers l'Océan Pacifique, jusqu'au Mexique occidental et à la Basse Californie (carte 4.)

Le sous-genre *Aculeiferum* est très largement distribué dans le monde. En Amérique, on le rencontre de l'Argentine à l'Arizona; il est également présent dans les Antilles. En Afrique, il est plus particulièrement fréquent dans une zone comprise entre Sud-Ouest Africain, Bechuanaland, Rhodésie du Sud, Mozambique d'une part et Sud du Sahara, de la Lybie et de l'Egypte d'autre part. Il apparaît aussi à Madagascar ainsi que du Moyen-Orient à l'Insulinde en passant par le subcontinent indien (carte 1).

Le groupe des *Filicinae* est endémique d'Amérique tropicale (Amérique centrale, Mexique, Texas, Arkansas, Antilles, Colombie, Bolivie, Pérou, nord-ouest de l'Argentine) (carte 2).

Le sous-genre *Acacia* a une répartition globale assez analogue à celle du sous-genre *Aculeiferum* mais quelques rares espèces de ce groupe sont endémiques de la partie nord de l'Australie (carte 3).

b) Chorologie et différenciation des diverses subdivisions.

— **Sous-genre Heterophyllum.**

Sur le continent australien la répartition du sous-genre est globalement la suivante.

La section *Pulchelloidea* se rencontre, soit dans le sud-ouest (sous-section des *Magniscutellae,* en presque totalité), soit dans le sud-est du continent (*A. myrtifolia,* sous-section des *Parviscutellae*). Le nombre d'espèces étudiées est cependant insuffisant pour que l'on puisse affirmer qu'il y a réellement disjonction entre les aires de ces 2 séries.

La section *Heterophyllum* est largement répandue en Australie. Elle enveloppe en quelque sorte le continent, mais est plus particulièrement développée dans le nord, le nord-est, le sud-est, et le sud-ouest. Quelques espèces existent aussi au centre du pays. La sous-section *Globiferae* ne paraît pas avoir de zone de plus grande densité à l'intérieur de cette aire. La sous-section *Spiciferae* est par contre plus nettement représentée dans le nord du continent.

La section *Uninervea* s'observe surtout dans le sud et le sud-est de l'Australie. C'est là qu'existent toutes les espèces à feuilles bipennées de ce groupe. Elle apparaît également en Tasmanie ainsi que dans une partie des Etats du sud et du sud-ouest; elle est moins représentée sur les bordures ouest ou nord-ouest du continent.

En dehors de l'empire floral australien *(Australis),* une douzaine d'espèces à phyllodes appartenant exclusivement à la section

Heterophyllum sont pour la plupart endémiques de quelques îles des Océans Indien et Pacifique. Voici leur localisation et les sous-sections auxquelles elles appartiennent (voir carte 4).

Globiferae

A. confusa Merr., Formose et Philippines.
A. heterophylla (Lam.) Willd., îles de la Réunion et Maurice.
A. koa Gray, îles Hawaii.
A. koaia Hillebr., îles Hawaii.
A. kauaiensis Hillebr., îles Hawaii.
A. richei Gray, îles Fiji.
A. mathuataensis Smith, îles Fiji.
A. simplicifolia (L. f) Druce (= *A. laurifolia* Willd.), Nouvelle-Calédonie, îles Fiji.

Spiciferae

A. mangium (Poir.) Willd., îles Amboine, Oma et Harocho.
A. spirorbis Labill., Nouvelle-Calédonie.
A. willardiana Rose, Sonora (Mexique) et Basse-Californie.

Certaines espèces telles que les *A. simsii* Cunn. *(Globiferae)*, *crassicarpa* Cunn., *aulacocarpa* Cunn., *leptocarpa* Cunn et *glaucescens* (Poir.) Willd. *(Spiciferae)* existent à la fois en Australie et en Nouvelle-Guinée.

A la lumière de cette répartition générale, il est intéressant d'essayer de localiser les zones de différenciation des sections.

Un fait important est à remarquer : les Acacias extraaustraliens de ce sous-genre font tous partie de la section *Heterophyllum*. Rappelons que nous considérons cette section comme la plus primitive. Ce caractère primitif du groupe nous paraît bien corroboré par l'importante extension de son aire. D'autre part, c'est parmi ces espèces extraaustraliennes que l'on observe des caractères plus primitifs, non généralisés dans la section, tels les funicules non arillés, la phyllodinisation tardive *(A. heterophylla, koa, willardiana)* ou les pollens porés *(A. mangium, A. simplicifolia, A. confusa)*. La section *Heterophyllum* a donc dû se mettre en place la première. Nous déduisons que son aire actuelle d'extension correspond globalement à l'aire primitive du sous-genre. Dans cette hypothèse, *A. willardiana* (cf. note 25) ainsi que les Acacias insulaires endémiques constituent les témoins relictuels de cette aire. Comment peut-on interpréter cette discontinuité de répartition de la section *Heterophyllum* ?

Pour certains auteurs, qui voient dans l'Australie le centre de dispersion des Acacias, cette aire s'est étendue par hydrochorie et zoochorie. Ainsi s'expliquerait notamment la présence d'*A. koa* aux

îles Hawaii (Andrews, 1914; Rock, 1919 et Carlquist, 1966, cités par Lamoureux, 1971). Or, il est difficile d'imaginer que la dissémination ait pu s'effectuer sur des distances aussi considérables. En fait, les Acacias posent le problème déjà connu des affinités floristiques entre l'Afrique, l'Amérique, les îles du Pacifique (Hawaii notamment) et le continent australien. Schnell [1971] souligne particulièrement quelques homologies floristiques africano-australiennes (Podocarpacées, Protéacées, Restionacées, genre *Adansonia*). Il fait aussi remarquer que certains genres, présents en Australie, apparaissent également aux îles Hawaii *(Oreobolus, Astelia, Nertera)*, en Nouvelle-Calédonie *(Araucaria)*, à l'île de la Réunion *(Astelia)*, ou dans l'ouest de l'Amérique centrale *(Nertera)*[28]. Cette grande dispersion des genres et familles ne peut être, dans la plupart des cas, explicable que dans l'hypothèse de liaisons continentales très anciennes aujourd'hui disparues et d'oscillations des zones climatiques. C'est l'opinion de Schnell qui, pour preuve supplémentaire, cite le cas des forêts australiennes et sud-américaines de *Nothofagus* dont de nombreux composants botaniques ou zoologiques sont communs : étant donné que l'on ne peut en aucune façon supposer des migrations massives de la flore et de la faune, qui constituent en somme le cortège des *Nothofagus*, cet auteur conclut « *on est ainsi amené à envisager les aires discontinues, de façon générale, comme le résultat de contacts anciens, qui ont pu se faire sous des climats différents ou par des connexions terrestres anciennes...* ».

Les déductions de Schnell conviennent parfaitement pour expliquer le mode de dispersion des Acacias de la section *Heterophyllum*. On peut en effet supposer l'existence de liens continentaux à travers le Pacifique (pont insulaire de Van Steenis[29], 1962; continent Pacifique de Skottsberg, 1940 et Melville, 1966) et à travers l'Océan Indien (continent plus ou moins lié aux terres émergées australo-antarctiques) qui auraient disparu de façon quasi totale après isolement de l'Australie (au cours du mésozoïque vraisemblablement) mais pourraient persister aujourd'hui sous forme d'îles recélant quelques espèces témoins de l'extension primitive de la section *Heterophyllum*.

De même, dans le cadre de la théorie wégenérienne de la dérive des continents, on peut admettre que des contacts floristiques avec l'Amérique ont pu s'effectuer par un continent antarctique lui-même plus ou moins lié avec Madagascar, les futures îles de la Réunion

28. Les genres cités par Schnell appartiennent aux familles des Cypéracées (*Oreobolus*), Liliacées *(Astelia)* et Rubiacées *(Nertera)*.

29. Les liens continentaux ouest-pacifiques correspondraient aux restes de chaînes de montagnes de la fin du secondaire.

et Maurice ainsi qu'avec le Nord de l'Australie[30]. Ceci permettrait de comprendre certains liens floristiques entre Amérique du Sud, Australie et Afrique du Sud.

C'est donc dans un ensemble géographique très vaste, allant de l'ouest de l'Océan Indien à l'ouest du continent nord-américain que s'est faite la différenciation de la section *Heterophyllum*.

Guinet a remarqué que certaines espèces très éloignées de l'Australie telles *A. koa* et *A. heterophylla* (espèces *Globiferae*) ont des caractères polliniques plus différenciés que d'autres espèces australiennes du même groupe (taille des polyades notamment). Or, ces deux espèces sont évoluées à d'autres points de vue : elles sont polyploïdes, fait exceptionnel chez les Acacias du sous-genre *Heterophyllum*, et sont dotées de graines de taille moyenne à grande. *A. willardiana*, espèce également éloignée de l'Australie, a aussi des graines de grande taille. On observe donc chez des espèces jalonnant l'aire primitive de la section un assemblage de caractères primitifs et évolués. L'isolement des taxons a donc, semble-t-il, favorisé l'asynchronie évolutive.

Les deux autres sections du sous-genre *Heterophyllum* sont strictement endémiques de l'Australie. Il semble donc logique d'admettre que leur différenciation s'est faite postérieurement à l'isolement du continent australien, c'est-à-dire après celle de la section *Heterophyllum* (tableau 9). Etant donné la répartition actuelle de ces 2 groupes, c'est dans la partie méridionale de l'Australie qu'il faut situer leur épanouissement.

Au total, vu l'absence quasi totale d'Acacias du sous-genre *Heterophyllum* en Amérique, on peut considérer que ce continent se situe à la limite extrême orientale de l'aire du groupe. Etant donnée la position presque centrale de l'Australie dans cette aire, le centre de différenciation principale de ce sous-genre apparaît globalement situé dans ce continent. Cette hypothèse est corroborée par l'augmentation de taille des pollens d'Acacias à phyllodes au-delà de l'Australie (Guinet, 1969)[31].

— **Sous-genre Acacia.**

Guinet constate que les Acacias américains de ce groupe ont les plus petites polyades. L'augmentation de taille de celles-ci se fait vers l'Asie et l'Australie d'une part, vers l'Afrique d'autre part, de même que, globalement, vers le nord et le sud des continents africain et américain du sud. L'auteur insiste, en outre, sur un appauvrissement des caractères polliniques (nombre de sillons, ornemen-

30. En raison de l'orientation de ce continent très différente de ce qu'elle est aujourd'hui. Voir à ce sujet le schéma de Dearney repris par Gaussen [1970].

31. L'existence d'espèces polyploïdes loin de l'aire principale du sous-genre *Heterophyllum (A. heterophylla, koa)* va dans le sens de la même hypothèse si l'on admet avec Favarger que le nombre de polyploïdes augmente quand on s'éloigne du centre de différenciation du groupe (voir plus loin).

tation, nombre de monades) lorsqu'on s'éloigne de l'Amérique. Cette diminution du degré d'évolution des pollens est en apparente contradiction avec l'augmentation de la taille des polyades, caractère considéré comme évolué par Guinet. En fait, cette discordance n'est qu'apparente. L'Amérique est en effet riche en espèces du groupe *farnesiana*, très évolué par les caractères polliniques (nombre de sillons, de monades, ornementation). Comme ce groupe est peu représenté en dehors de l'Amérique et que les autres espèces, américaines ou non, tendent à évoluer essentiellement par augmentation de la taille des pollens, on a tendance à croire à un appauvrissement des caractères polliniques au-delà du continent américain. Ceci n'est en fait qu'un exemple d'asynchronie évolutive dans des groupes voisins.

Parallèlement à l'augmentation de la taille des polyades à partir de l'Amérique vers l'Afrique, l'Asie et l'Australie, on observe une augmentation du nombre d'espèces polyploïdes. Ainsi ,sur 26 espèces dont on connaît actuellement le statut cytogénétique

6 espèces américaines ont 26 chromosomes,
2 espèces américaines ont 26-52 chromosomes,
2 espèces américaines (dont *A. farnesiana*) et 15 espèces indo-africaines ont 52 (104) chromosomes,
1 espèce africaine a 208 chromosomes.

Nous admettons avec Guinet [1969] que la taille du pollen croît plus on est éloigné du centre de différenciation du groupe. Dans un même ordre d'idée, Favarger [1964] émet l'hypothèse de « *la polyploïdisation accompagnant la migration* » et déduit que le pourcentage de polyploïdes s'accroît quand on s'éloigne du centre de différenciation d'un groupe (résultat d'un « *complexe de dépaysement* » du taxon). D'après ces remarques d'ordre cytologique et palynologique, on peut avancer l'hypothèse que le sous-genre *Acacia* est originaire d'Amérique tropicale.

Ici encore, il est impossible d'expliquer autrement que par des connexions continentales très anciennes la diffusion du sous-genre *Acacia* vers l'Ancien Monde. L'hypothèse wégenérienne d'une lente disjonction des continents africain et américain à partir du Crétacé expliquerait l'expansion de l'aire de ce groupe. Des liaisons avec l'Asie méridionale et l'Australie sont à admettre comme dans le sous-genre *Heterophyllum*. Les deux sous-sections *Pluriseriae* et *Uniseriae* étaient déjà différenciées avant les grandes disjonctions. La spéciation s'est faite ensuite séparément dans les divers continents. On pourrait donc envisager d'admettre des subdivisions nouvelles basées sur la chorologie. Les échanges entre Inde et Afrique peuvent être expliqués par des liaisons intercontinentales anciennes (Pont Lémurien de la fin du secondaire; cf. Van Steenis, 1962, Florin, 1963). Ainsi ont pu apparaître des espèces endé-

miques indiennes. Des contacts floristiques plus récents auraient doté d'espèces communes *(A. horrida, nilotica)* l'Inde et l'Afrique. Ceci est en accord avec les déductions de Brenan [1965] : « *there is clear evidence of close connexion between north-western India and the dry country in the Northern part of tropical Africa* ». La zone soudano-deccanienne où les Acacias du sous-genre *Acacia* ont les plus petites polyades (les plus grandes se rencontrant en Afrique du Sud) pourrait correspondre à un centre secondaire de diversification.

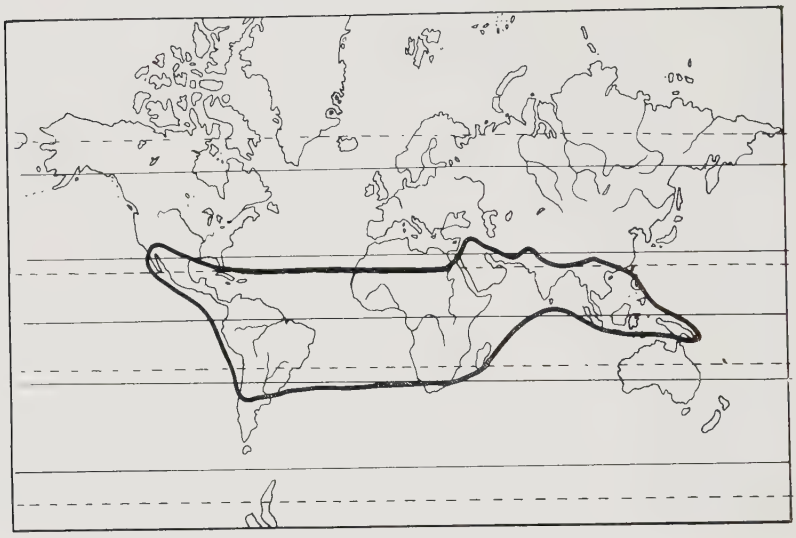
Il se pose le problème de l'origine d'*A. farnesiana,* espèce très largement répandue sur tous les continents. Vu le grand développement des espèces du groupe *farnesiana* en Amérique (cf. Spegazzini, 1921), il nous semble logique de considérer que cette espèce est d'origine américaine. C'est aussi l'opinion de Bentham pour qui *A. farnesiana* est spontané entre le nord du Chili et le Texas. La très large répartition de cette espèce dans le monde apparaît due, pour une part, à l'homme (parfum des fleurs recherché) mais aussi aux animaux (oiseaux) et aux courants marins (flottaison de la gousse). Cette immense dispersion a été également favorisée par une longue persistance du pouvoir germinatif des graines (téguments épais).

— **Sous-genre Aculeiferum et groupe Filicinae.**

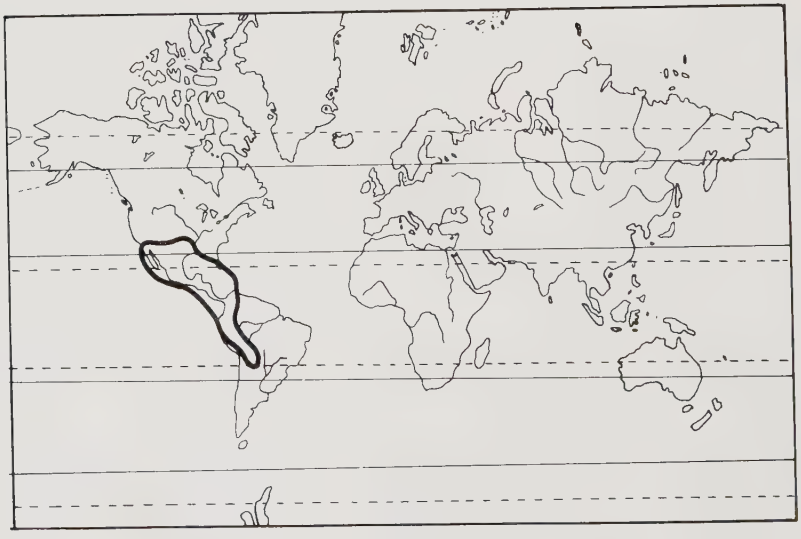
Les deux sections du sous-genre *Aculeiferum* n'ont pas même répartition. La section *Monacanthea* couvre l'ensemble de l'aire figurée sur la carte 1 alors que la section *Aculeiferum* n'existe que dans une portion de cette aire allant de l'Afrique à la Birmanie.

Guinet constate que la croissance de taille des polyades des *Vulgares* (= s/s genre *Aculeiferum*) se fait de l'ensemble Asie orientale - Amérique vers l'Afrique. Il semble vraisemblable d'admettre, selon le principe adopté par Guinet d'après la variation géographique de taille des pollens, que le centre de différenciation du sous-genre *Aculeiferum* se situe en Amérique. En effet, la seule section de ce sous-genre *(Monacanthea)* représentée dans ce continent, par certains caractères « figés », manifeste une grande ancienneté. Elle cohabite en outre avec les *Filicinae,* groupe phylétiquement proche et primitif à plusieurs égards. Guinet a remarqué que les espèces de la forêt dense (espèces lianescentes de la section *Monacanthea*) avaient les plus petits pollens. Elles sont donc, de ce point de vue les plus primitives. Faut-il en conséquence situer le centre de différenciation de la section *Monacanthea* et, par là même, du sous-genre *Aculeiferum,* dans la forêt dense ? Dans l'affirmative, les espèces lianescentes actuelles résulteraient d'une évolution sur place de taxons issus de la souche primaire.

Les connexions continentales anciennes, selon la conception wégenérienne, peuvent, ici aussi, expliquer l'expansion du sous-genre *Aculeiferum* (section *Monacanthea*) vers l'Afrique. S'il y a



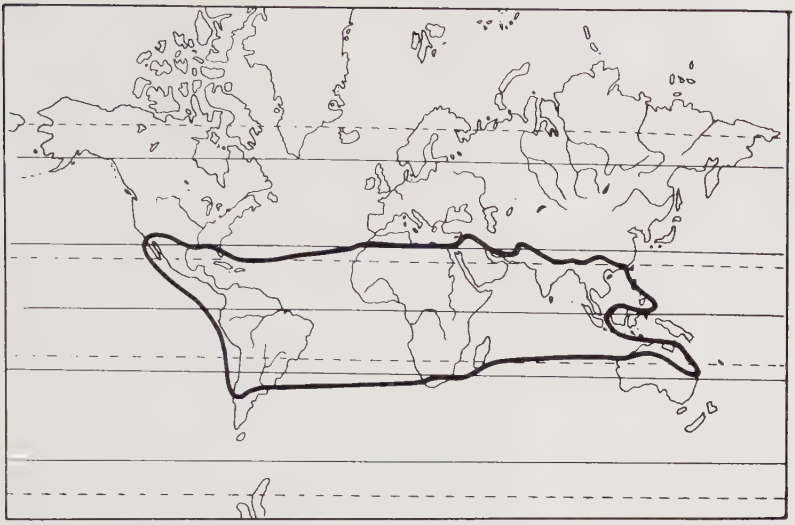
CARTE 1. SOUS-GENRE ACULEIFERUM



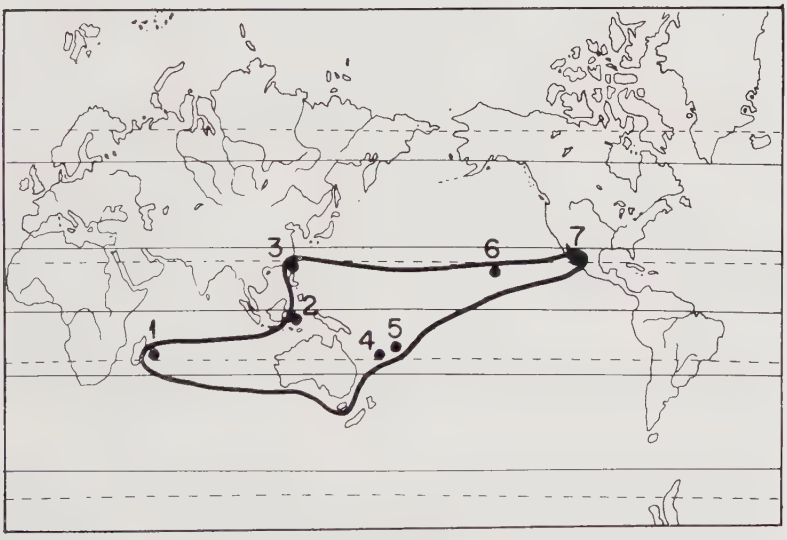
CARTE 2. GROUPE FILICINAE

Carte 1. — Périmètre d'extension principale du sous-genre *ACULEIFERUM*.

Carte 2. — Périmètre d'extension principale du groupe *FILICINAE*.



CARTE 3. SOUS-GENRE ACACIA



CARTE 4. SOUS-GENRE HETEROPHYLLUM

Carte 3. — Périmètre d'extension principale du sous-genre *ACACIA*.

Carte 4. — Périmètre d'extension principale du sous-genre *HETEROPHYLLUM*.

Espèces extraaustraliennes :

1. *A. heterophylla* (Mascareignes)
2. *A. mangium* (Amboine, Oma, Harocha)
3. *A. confusa* (Formose, Philippines)
4. *A. simplicifolia, spirorbis* (Nouvelle-Calédonie)
5. *A. richei, simplicifolia, mathuataensis* (Fiji)
6. *A. koa, koaia, kauaiensis* (Hawaii)
7. *A. willardiana* (Basse-Californie; Etat de Sonora, Mexique).

Nota. — Cette carte ne donnant que le périmètre d'extension des espèces, seule la localisation la plus septentrionale d'*A. confusa* (Formose) est indiquée.

eu dispersion à travers le Pacifique, il faut concevoir une liaison avec l'Asie dans une zone correspondant à la moitié nord-Pacifique actuelle, vu l'absence d'espèces de ce groupe en Australie. L'isolement géographique a favorisé la différenciation de deux séries vicariantes : *Americanae* et *Gerontogeae*. Les taxons africano-asiatiques de la section *Monacanthea* auraient, soit évolué dans la forêt dense (espèces lianescentes du groupe *pennata*, telles *A. kamerunensis*), soit étendu leur aire vers les tropiques, en différenciant des espèces particulières à l'Ancien Monde. Le pont Lémurien a pu favoriser l'extension des taxons primitifs de la section. On doit vraisemblablement à des liens floristiques plus récents les étroites affinités entre espèces du groupe *pennata*, observables de l'Afrique à l'Insulinde. La section *Aculeiferum*, à répartition limitée (entre Afrique et Birmanie), s'est différenciée plus tardivement, c'est-à-dire après la disjonction entre l'Ancien et le Nouveau Monde. Nous admettons qu'elle dérive d'une fraction de la souche primaire (cf. tableaux 2 et 9) demeurée « plastique », commune aux deux sections du sous-genre, ayant persisté dans un secteur africano-indien après cette disjonction des continents. Selon l'hypothèse évoquée plus haut, cette fraction de souche primaire a pu être initialement liée à la forêt dense primitive. Sa différenciation s'est faite en milieu essentiellement tropical. Conformément à la remarque de Brenan déjà citée, des échanges floristiques récents peuvent expliquer l'existence d'espèces communes à l'Inde et l'Afrique *(A. polyacantha)*.

Les *Filicinae* se sont vraisemblablement différenciées, en Amérique, après la dislocation des continents. Ceci peut expliquer leur endémisme. L'absence totale de *Filicinae* en dehors de l'Amérique n'étaye pas une hypothèse selon laquelle ce groupe à caractères primitifs serait relictuel dans ce continent après avoir été largement répandu dans le monde. Sa différenciation nous apparaît donc plus tardive que celle de la section *Monacanthea* (tableau 9).

Au total, nous avons admis que le sous-genre *Heterophyllum* s'est différencié dans un secteur peu à peu centré sur l'Australie et que les sous-genres *Aculeiferum* et *Acacia* ainsi que le groupe *Filicinae* sont originaires de l'Amérique intertropicale. Conformément à l'idée que nous nous faisons de l'unité du genre *Acacia*, nous considérons que l'un de ces centres de différenciation est secondaire par rapport à l'autre. Rejoignant Guinet [1969], nous estimons que le genre *Acacia* est d'origine américaine. Cette déduction s'appuie sur la présence, en Amérique, du groupe d'Acacias ayant conservé le plus de caractères primitifs : les *Filicinae*.

Pour mieux comprendre la situation géographique actuelle des divers groupes, on peut faire appel, en dehors de la théorie des

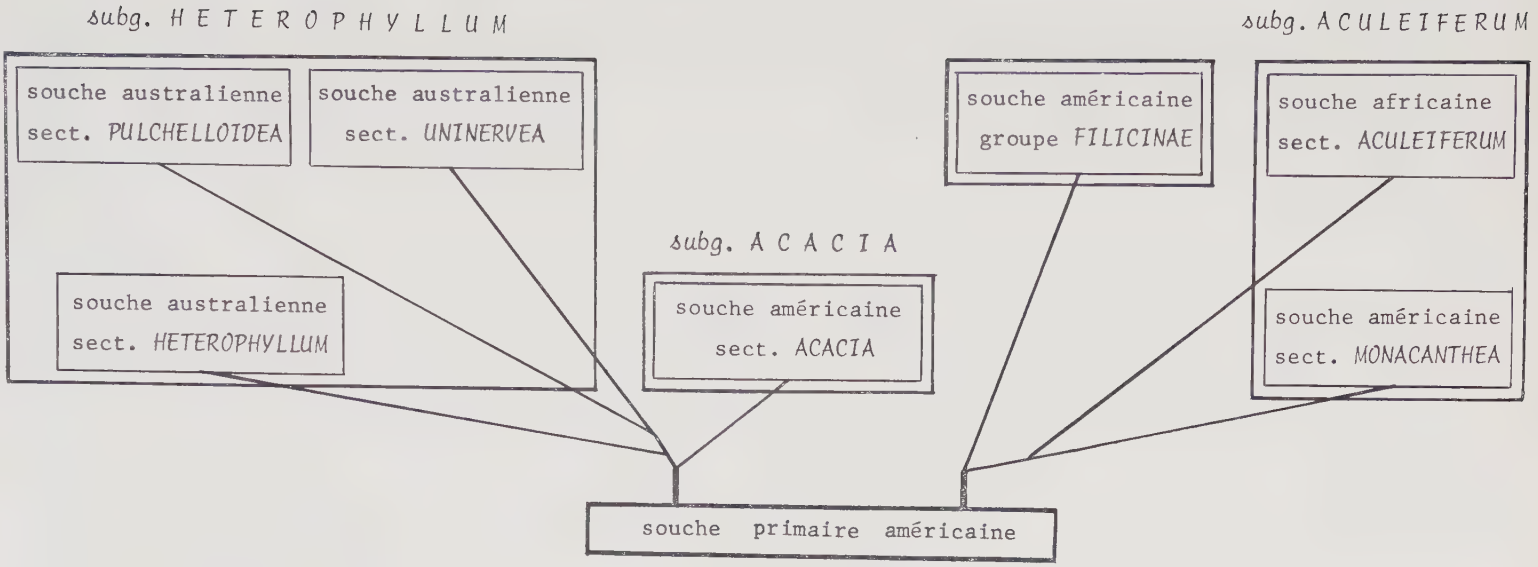
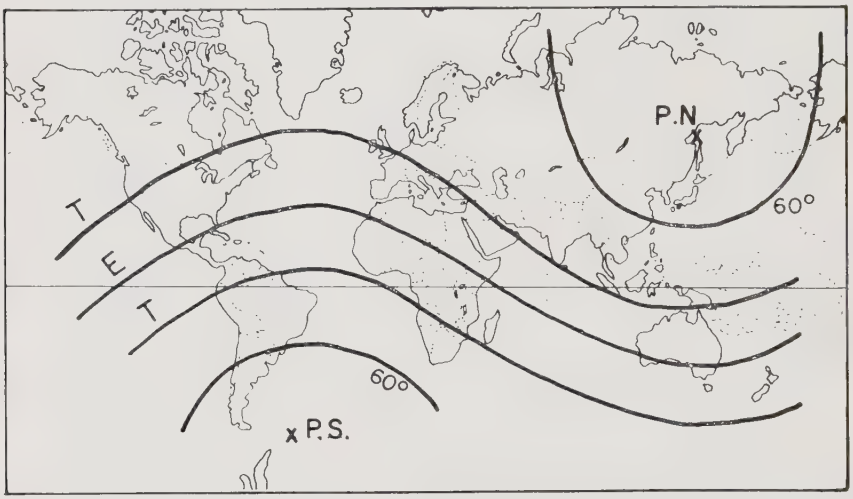


TABLEAU 9

HYPOTHESE SUR L'ANCIENNETE RELATIVE DES SOUCHES MERES DES SOUS-GENRES ET SECTIONS DU GENRE ACACIA D'APRES LES DONNEES CHOROLOGIQUES

liaisons continentales, à l'hypothèse des fluctuations climatiques au cours des temps géologiques. Ainsi Opdyke et Runcorn en 1959 (citation Aubréville, 1964) ont émis l'hypothèse selon laquelle, au début du secondaire, l'équateur passait par une ligne allant de l'Amérique centrale à la Mauritanie, au Kenya et au sud de l'Australie (carte 5). Cette opinion est reprise par Aubréville.



CARTE 5

Hypothèse sur la position des pôles au début du secondaire d'après Opdyke et Runcorn [1959], reprise par Aubréville [1964].

Nous supposons que l'équateur a légèrement migré vers le sud de l'Amérique et de l'Afrique et vers le nord de l'Australie au cours du secondaire. Selon cette hypothèse la plupart des espèces *Filicinae*, actuellement concentrées essentiellement en Amérique centrale et au Mexique, occupent une zone très anciennement équatoriale à subéquatoriale. Rappelons que nous supposons plus haut que la section *Monacanthea* pourrait être issue d'une souche de la forêt dense équatoriale. Les *Filicinae* pourraient aussi dériver d'une souche analogue. On peut dans ce cas imaginer que des taxons souches n'aient pas suivi le décalage vers le sud de la forêt équatoriale et se soient différenciés sur place sous des climats de type tropical pour donner ce groupe des *Filicinae*.
En Australie, il semble logique d'admettre que les taxons primitifs de la section *Heterophyllum (Spiciferae, Globiferae)* aient occupé l'ensemble du continent australien au début du tertiaire. Les taxons les plus primitifs de la s/s section *Spiciferae* qui apparaissent en effet très étroitement liés, de nos jours, aux climats tropicaux proches de l'équateur, donnent, à notre sens, une indication sur les exigences écologiques des ancêtres du sous-genre *Heterophyllum*.

On peut supposer que l'Equateur, dans son lent décalage vers le Nord, a « repoussé » ou « attiré » les taxons primitifs des deux sous-sections *Spiciferae* et *Globiferae*. A l'avant de cette lente progression, les taxons n'ont pu se maintenir, faute de continent d'accueil (*A. confusa* excepté) puisque l'Equateur actuel se situe au nord du continent australien. A l'arrière de cette progression, les *Spiciferae* semblent avoir suivi étroitement l'Equateur : ceci expliquerait leur répartition tropicale actuelle (Australie septentrionale, Nouvelle-Guinée, Nouvelle-Calédonie). Les *Globiferae*, plus « plastiques », paraissent avoir « accompagné » le décalage de l'équateur tout en se maintenant, par spéciation, sur le pourtour méridional du continent et même à l'intérieur, grâce à des adaptations diverses aux nouvelles conditions écologiques offertes. Ainsi, par exemple, les phyllodes à section subrectangulaire et la phyllodinisation précoce d'*A. peuce* semblent bien être des « réponses » aux conditions particulièrement sèches du désert intérieur de Simpson. Les deux autres sections, *Pulchelloidea* et *Uninervea*, essentiellement méridionales, pourraient dériver d'une souche « plastique », issue de la souche primaire du genre *Acacia*, et dont les taxons actuels inermes et à feuilles bipennées rappelleraient quelques caractéristiques. Comme dans le cas des *Filicinae*, on peut admettre l'hypothèse selon laquelle ces deux sections se sont différenciées sur place au fur et à mesure du lent décalage vers le Nord de l'Equateur au cours du tertiaire en s'adaptant peu à peu aux nouveaux climats offerts. Ceci suppose que la souche mère des deux sections a été primitivement liée au secteur équatorial, c'est-à-dire à la forêt dense.

Dans l'Ancien Monde, l'existence de fossiles d'Acacias dans des dépôts tertiaires européens indique une très ancienne extension du groupe vers le Nord. Dans l'hypothèse de Opdyke et Runcorn, le reflux du tropique Nord (passant au début du tertiaire par le Nord de la France) aurait entraîné la flore tropicale vers le Sud jusqu'à sa position actuelle. Cette lente migration a pu favoriser la spéciation lorsque les taxons sont demeurés sur place, sous des climats de types désertique à subdésertique chauds. Des espèces du sous-genre *Acacia* pourraient être, ainsi, sur le pourtour du Sahara, les témoins adaptés jalonnant la très ancienne extension du groupe vers le Nord. On peut admettre aussi qu'elles se sont maintenues dans des zones refuges où leurs exigences écologiques étaient satisfaites. La flore d'Acacias d'Afrique Australe n'aurait pas subi ces vicissitudes mais évolué sur place dans le domaine de conservation de la *Randflora* (voir à ce sujet Th. Monod, 1956)[32].

32. Nous sommes conscient de la fragilité des hypothèses que nous avançons ici selon la théorie des fluctuations de position des pôles astronomiques. Il ne peut s'agir que d'hypothèses de travail.

D. DEGRÉ D'ÉVOLUTION ET DIFFÉRENCIATION DU GENRE FAIDHERBIA.

Le genre *Faidherbia* est évolué par plusieurs caractères : cotylédons sessiles, 1re feuille bipennée, spinescence stipulaire, gousse indéhiscente, étamines légèrement connées à la base, absence d'albumen. La présence d'épis ainsi que le funicule A1c, marquent néanmoins la persistance de caractères anciens. Ce genre, endémique de l'Afrique tropicale, a une très large répartition sur ce continent. On l'observe essentiellement dans l'est et le sud-est africain mais aussi en Angola et dans une bande grossièrement parallèle à l'Équateur allant du Sénégal à la vallée du Nil (cf. Ross, 1966). *Faidherbia albida* paraît donc issu d'ancêtres africains. En raison de ses caractères polliniques, Guinet, après hésitation, préfère le rattacher aux *Ingeae*. En fait, par ses caractères mixtes, il pourrait dériver d'une souche commune aux *Ingeae* et *Acacieae* qui serait notamment caractérisée par le nombre indéfini des étamines.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Au terme de cette étude, il est bon de dresser un bilan des principaux résultats obtenus.

En ce qui concerne la morphologie, deux domaines encore insuffisamment exploités, voire même inexplorés (ontogénie, séminologie), ont fait l'objet d'observations détaillées. Les nombreuses informations ainsi recueillies ont permis de proposer une interprétation de la valeur de certains organes (phyllode, écaille...) et constituent de nouveaux documents exploitables dans les recherches taxonomiques et phylogéniques. Parmi les résultats intéressants pour la caractérisation des groupes systématiques, citons la mise en évidence d'albumen chez les Acacias, fait qui impose de modifier la diagnose de la tribu des *Acacieae* (« *semina albuminosa aut exalbuminosa* »). Les nouvelles données ont été codifiées dans la mesure du possible (types de graines ,de funicules; modes de succession foliaire...) afin que les comparaisons entre taxons puissent être menées de façon rationnelle. Cette méthode pourra donc être utilisée ultérieurement dans des travaux complémentaires sur les Acacias ou sur divers genres de *Mimosoideae*.

Pour l'élaboration d'une systématique nouvelle, nous nous sommes inspiré de la conception de Léonard : le systématicien actuel doit être un « homme orchestre ». Tout en intégrant le maximum de caractères nous avons essayé de concevoir une taxonomie plus

dynamique, à valeur naturelle, c'est-à-dire fondée sur l'évolution des groupes. Le classement que nous proposons rejette tout système donnant la priorité au critère « type d'inflorescence ». Il confirme par contre très globalement le découpage de BENTHAM mais réévalue les subdivisions (séries élevées au rang de s/s genres) ou les simplifie (regroupement des *Pulchellae, Botryocephalae* et *Phyllodineae* dans le s/s genre *Heterophyllum*). Dans le détail, il bouleverse partiellement la hiérarchie des caractères utilisée par BENTHAM. Ainsi, les subdivisions établies dans le sous-genre *Heterophyllum* relèguent au second plan les caractères foliaires; de ce fait, certains groupes (sections *Uninervea, Pulchelloidea, Monacanthea*...) apparaissent hétérogènes si l'on ne considère que l'aspect végétatif des adultes mais ont une unité phylétique profonde étayée par des caractères ontogéniques précis. Ce classement fait par ailleurs très souvent appel aux caractères des gousses que BENTHAM n'utilise que très peu. Au total, cette méthode d'étude taxonomique a permis d'isoler *A. albida* dans un genre particulier *(Faidherbia)* réhabilité à cette occasion tout en conservant globalement le genre monolithique *Acacia* dans ses limites classiques.

L'étude phylogénique des *Acacias* nous a conduit à admettre un fait important : les feuilles primordiales pennées ainsi que les premiers entrenœuds correspondant à ces feuilles ont des caractères relativement primitifs et par conséquent sont plus solidaires de l'embryon que de la plantule. Un autre fait plus général a été remarqué : il s'agit de l'asynchronie évolutive des caractères dans les différentes lignées. Pour cette raison, il paraît impossible de comparer les niveaux d'évolution respectifs des différents taxons dans une synthèse cohérente; on ne peut que limiter ces confrontations à quelques caractères. Néanmoins, sur les bases de la chorologie, a pu être abordé le problème de l'ancienneté de différenciation relative des groupes dans l'ensemble du genre *Acacia*. Au total, le genre *Acacia* nous est apparu doué d'un grand dynamisme évolutif; il ne semble pas avoir encore épuisé toutes ses potentialités.

Il reste beaucoup à faire pour approfondir la connaissance des Acacias. Si un échantillonnage soigneusement effectué nous a permis de survoler ce groupe par l'étude d'un nombre d'espèces relativement restreint, il reste encore des domaines inexplorés et des espèces insuffisamment connues (groupe des *Filicinae* notamment). Un effort important devrait être fait dans l'avenir dans les domaines anatomique, biochimique, embryologique et biogéographique. L'étude d'un plus grand nombre d'espèces du point de vue palynologique, cytologique, ontogénique et séminologique reste encore à faire. De tels travaux permettront d'éprouver la valeur des subdivisions proposées et de mettre en évidence des subdivisions fines bien caractérisées. Notre étude apparaît donc comme le prélude

d'une œuvre de plus grande envergure. Celle-ci ne peut être imaginée que dans le cadre d'une étroite collaboration entre chercheurs de différentes disciplines animés par ce souci commun : la progression des connaissances sur l'un des groupes les plus passionnants du règne végétal, le genre *Acacia*.

BIBLIOGRAPHIE [33]

Anderson (D. M. W.) et I. C. M. Dea. 1969. Chemotaxonomic aspects of the chemistry of *Acacia* gum exsudates. *Phytochemistry*, 8, n° 1 : 167-176.

Anderson (D. M. W.) et A. C. Munro. 1970. The structure of *A. campylacantha* gum. *Carbohydr. Res.*, 12, n° 1 : 9-22.

Andrews (E. C.). 1914. Development and distribution of the natural order *Leguminosae*. *Journ. Proc. Roy. Soc. N. S. Wales*, 48 : 333-407.

Arnott (H.) and Collab. 1962-64. Index to plant chromosome numbers. University of North Carolina Press.

Atchison (E.). 1948. Studies in the *Leguminosae*. II, Cytogeography of *Acacia* (Tourn.) L. *Amer. Jour. of Botany*, 35, n° 10 : 651-655.

Aubréville (A.). 1964. Les changements de climats depuis l'ère paléozoïque. *Adansonia*, IV, n° 1 : 24-28.

Aubréville (A.). 1964. Vues d'ensemble sur la géographie et l'écologie des Conifères et Taxacées à propos de l'ouvrage de R. Florin. *Adansonia*, IV, n° 1 : 8-18.

Axelrod (D. I.). 1950. Studies in late tertiary paleobotany. *Carnegie Institution of Washington, Contribution to paleontology, Public.* 590, 323 p.

Beer (G. R. de). 1951. Embryos and ancestors (revised Edition). 1 vol., 159 p., Oxford Univ. Press.

Benson (L.). 1962. Plant taxonomy. Methods and principles. 1 vol., 494 p., Ronald Press Company, New York.

Bentham (G.). 1875. Revision of the suborder *Mimoseae*. *Trans. Linn. Soc. London*, 30 : 335-668, pl. LXVI-LXX.

Berry (E. W.). 1916. Lower eocene floras of South Eastern North America. *U. S. Geological Survey*, XCI.

Bertrand (P.). 1947. Les végétaux vasculaires. 1 vol., 184 p., Masson & C^ie^, Paris.

Bhattacharyya (B.) et J. K. Maheshwari. 1971. Studies on extrafloral nectaries of the Leguminales. I. *Papilionaceae*, with a discussion on the systematics of the Leguminales. *Proc. Ind. Nat. Sciences Acad.*, part B, 37, n° 1 : 11-30.

Bhattacharyya, Sharma, Nripendra. 1958. Structure and behaviour of chromosomes of species of *Acacia*. *Phyton*, 10, n° 2 : 111-122.

Black (J. M.). 1922-29. Flora of South Australia. 1 vol., 746 p., Government Printer, Adelaïde.

33. Il s'agit d'une bibliographie sommaire.

BONNET (A.), BOUREAU (E.) et coll. 1970. Paléophytogéographie du Tertiaire du Tinrhert et du Fezzan oriental; sur quelques espèces du genre *Leguminoxylon*. *Comptes rendus du 92e Congrès des Soc. Savantes*, 1967, t. III : 11-38.

BOWER (F. O.). 1884. On the comparative morphology of the leaf in the vascular Cryptogams and Gymnosperms. *Philos. Trans.*, 175 : 565-613.

BRENAN (J.-P.-M.). 1958. Le problème de la notion d'espèce. Association pour l'Étude Taxonomique de la Flore d'Afrique Tropicale, 3e Assemblée Générale, sept. 1957. *Mem. Soc. Brot.*, XIII : 9-10.

BRENAN (J.-P.-M.). 1965. The geographical relationships of the genera of *Leguminosae* in tropical Africa. C. R. Congrès de l'A.E.T.F.A.T., Florence, 1963. *Webbia*, XIX, n° 2 : 545-578.

BRITTON (N.) et J. N. ROSE. 1928. North american flora. Vol. 23, part 1-3, 194 p., publ. New York Botan. Gard.

BUGNON (P.). 1925. La dichotomie cotylédonaire, caractère ancestral. *Bull. Soc. Bot. France*, 72 : 1088-1094.

BUGNON (P.). 1926. Aperçu sur l'origine et l'évolution du concept de phyllode. *Assoc. Franc. pour l'Avancement des Sciences* : 369-372.

BURKART (A.). 1952. Las leguminosas argentinas silvestres y cultivadas. 2e édition, 1 vol., 569 p., 130 fig., Buenos Aires.

CACCAVARI (M. A.). 1970. Granos de polen de Leguminosas de la Argentina. I. Subfam. : *Mimosoideae*, Tribu *Acacieae*. *Darwiniana*, 16, n° 1-2 : 144-174.

CAMBAGE (R. H.). 1915. *Acacia* seedlings. Part I. *Journ. and Proc. Roy. Soc. N. S. Wales*, XLIX : 81-121.

CAMBAGE (R. H.). 1924. The evolution of the genus *Acacia*. *Proc. pan. Pacif. Sci. Congr.*, 1 : 297-307.

CANDOLLE (A. P. de). 1825. Mémoires sur la famille des Légumineuses. 4 vol., 525 p., 70 pl.

CASTRONOVO (A.). 1945. Estudio cariologico de doce especies de Leguminosas argentinas. *Darwiniana*, 7, n° 1 : 38-57.

CHEVALIER (A.). 1934. Nouvelles observations sur quelques Acacias de l'Afrique occidentale. *Rev. Bot. appl.*, 14 : 875-884.

CHEVALIER (E.). 1945. Étude caryologique de cinq espèces australiennes d'*Acacia*. *Rev. Cytol. et cytophys. végétales*, 8, n° 1-4 : 77-87.

CHODAT (R.). 1920. La végétation du Paraguay. XI. Borraginées. *Bull. Soc. Bot. Genève*, 2e série, XII : 157-218.

CLAUSEN (J.). 1951. Evolution of plant species. 1 vol., 206 p., New York.

C. N. R. S. 1952. Évolution et phylogénie chez les végétaux. Colloque International du C. N. R. S., Paris, 1952. 1 vol., 320 p.

C. N. R. S. 1962. Caryosystématique et taxonomie expérimentale. Colloque du C. N. R. S., 1 vol., 479 p., Paris.

COETZEE (J. A.). 1955. The morphology of *Acacia* pollen. *South African J. Sciences*, 52, n° 1 : 23-27.

COMPTON (R. H.). 1912-13. An investigation on seedling structure in the *Leguminosae*. *Journ. Linnean Soc.*, 41 : 1-122, London.

COOKSON (I.). 1954. The cainozoic occurence of *Acacia* in Australia. *Australian Journ. of Botany*, 2, n° 1 : 52-59.

CORNER (E. J. H.). 1953-54. The durian theory extended, I, II, III. *Phytomorphology*, 3 : 152-165, 263-274, 465-476.

CORNER (E. J. H.). 1963-64. La théorie du Durian ou l'origine de l'arbre moderne (adaptation française par N. et F. HALLE, préface par G. MANGENOT). *Adansonia*, III, n° 3 : 422-445; IV, n° 1 : 156-184.

Corner (E. J. H.). 1964. The life of plants. 1 vol., 315 p., 103 fig. Weidenfeld and Nicolson, London.

Croizat (L.). 1952. Manual of phytogeography. 1 vol., 587 p., 105 cartes.

Cronquist (A.). 1968. The evolution and classification of flowering plants. 1 vol., 396 p., London & Edinburgh.

Cronquist (A.). 1969. On the relationship between taxonomy and evolution. *Taxon,* 18 : 177-187.

Curé (P.). 1945. Carte synthétique des climats de l'Australie. *Doc. pour les Cartes des Product. vég.,* t. III, vol. 1, art. III : 20 p.

Cusset (G.). 1969. Remarques sur des feuilles de Dicotylédones. Thèse de Doct. d'État de Sc. Nat. Paris, *in Boissiera,* 16 : 1-210, 1970.

Cutler (D. F.). 1969. The vegetative anatomy of *A. albida* Del. *Kew Bull.,* 23, n° 2 : 203-208.

Darlington (C. D.). 1963. Chromosome botany and the origine of cultivated plants. 2e édition revue, 231 p., 44 fig.

Darlington (C. D.) et A. P. Wylie. 1955. Chromosome atlas of flowering plants. 2e édition, 538 p., Georges Allen & Unwin, London.

Davis (P. H.) et V. H. Heywood. 1963. Principles of Angiosperm taxonomy. 1 vol., 556 p., Edinburgh and London.

Degener (O.). 1949. Naturalist's South Pacific Expedition : Fiji. 1 vol., 303 p., Honolulu, Hawaii.

Dnyansagar (V.). 1959. Embryological features and formula and taxonomy of the *Mimosaceae. Journ. Ind. Bot. Society,* 34 : 362-374.

Dormer (K. J.). 1945. An investigation of the taxonomic value of shoot structure in Angiosperms with special reference to *Leguminosae. Annals of Botany,* N. S., IX, n° 3-4 : 141-153.

Dufour (L.). 1910. Étude des feuilles primordiales de quelques plantes. *Rev. Gener. Bot.,* 22 : 369-383.

Duigan (S. L.). 1950. A catalogue of the australian tertiary flora. *Proc. Roy. Soc. Victoria,* 63 : 41-56.

Eames (A. J.). 1936. Morphology of vascular plants. Lower groups (Psilophytales to Filicales). 1 vol., 433 p., 215 fig., MacGraw Hill, New York.

Eames (A. J.). 1961. Morphology of the Angiosperms. 1 vol., 518 p., 148 fig., MacGraw Hill, New York.

Ehrendorfer (F.), F. Krendl, E. Habeler et W. Sauer. 1968. Chromosome numbers and evolution in primitive Angiosperms. *Taxon,* 17 : 337-353.

Eichhorn (A.). 1938. Étude caryologique de trois espèces d'*Acacia. Rev. Cytol. et Cytophysiol. véget.,* III, n° 1 : 54-63.

Emberger (L.). 1952. Tige, racine, feuille. Colloque Intern. C. N. R. S. sur l'évolution et la phylogénie des végétaux, Paris. *L'Année Biolog.,* 28 : 109-125.

Emberger (L.). 1953. Observations sur le parallélisme phylogénétique entre la fronde des fougères et la feuille des phanérogames. *C. R. A. S.,* Paris, 23 février 1953 : 765-767.

Engler (A.). 1889. *Plantae Marlothianae — Mimosoideae Leguminosae — Acacia. Botanis. Jahrbüch.,* 10 : 16-25, Leipzig.

Ewart (A. J.). 1930. Flora of Victoria. 1 257 p., 349 fig., Melbourne.

Exell (A. W.) et J. P. M. Brenan. 1957. *Acacia pennata* (L.) Willd. and its relatives in tropical Africa. *Bol. Soc. Brot.,* 31 : 99-140, Lisboa.

Favarger (C.). 1964. Cytotaxonomie et endémisme. *C. R. Séanc. Soc. Biogéog.,* 41e année, n° 356-358 : 23-43.

FERRÉ (Y. de). 1952. Les formes de jeunesse des Abiétacées. Ontogénie, Phylogénie. Thèse Doct. d'État de Sc. Nat., Toulouse, 284 p., 36 fig.

FERRÉ (Y. de). 1952. La signification des formes de jeunesse dans l'étude de l'évolution. Colloque international du C. N. R. S. sur l'évolution et la phylogénie des végétaux, Paris. *L'Année Biolog.*, 28, n° 7-8 : 194-205.

FLORIN (R.). 1963. The distribution of Conifer and Taxad genera in time and space. *Acta Horti Bergiani*, 20, n° 4 : 121-312.

FRAHM-LELIVELD (J.). 1957. Observations cytologiques sur quelques Légumineuses tropicales et subtropicales. *Rev. Cyt. Biol. Vég.*, 18, n° 3 : 273-292.

FRITEL (P. H.). 1903. Paléobotanique. Histoire naturelle de la France. 1 vol., 347 p., 412 fig., XXXVI pl. h.-t., Paris.

GAUSSEN (H.). 1937. Les formes de jeunesse et l'évolution future. *C.R.A.S.*, Paris, 204 : 800-803.

GAUSSEN (H.). 1942. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. *Trav. Lab. for. Toulouse*, sect. I, vol. I, fasc. 1 et 2 : 1-72; 1-40.

GAUSSEN (H.). 1963. Introduction à l'étude des plantes à archégone et de l'évolution, *in* Précis de Botanique publié sous la direction de P. P. GRASSÉ : 441-474, Masson, Paris.

GAUSSEN (H.). 1970. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Fasc. XI. Cupressacées, Araucariacées, Céphalotaxacées. *Trav. Lab. for. Toulouse*, sect. I, vol. I, chap. XIV, XV, XVI : 1-134, 1-22, 1-90.

GHIMPU (V.). 1929. Contribution à l'étude chromosomique des *Acacia*. *C. R. A. S.*, Paris, 188 : 1429-1431.

GHIMPU (V.). 1930. Recherches cytologiques sur les genres *Hordeum, Acacia, Medicago, Vitis, Quercus*. *Arch. Anat. microb.*, XXVI : 135-229.

GILBERT (G.). 1939. Observations préliminaires sur la morphologie des plantules forestières au Congo belge. *Public. I. N. E. A. C., Sér. Scient.*, n° 17 : 1-28.

GUIGNARD (L.). 1882. Recherches anatomiques et physiologiques sur l'embryogénie des Légumineuses. Thèse de Doct. d'État, Paris, 160 p.

GUILLAUMIN (M. A.). 1910. L'étude des germinations appliquée à la classification des genres et à la phylogénie des groupes. *Rev. Génér. Bot.*, 22 : 449-468.

GUINET (P.). 1964. Données nouvelles sur le rôle de la morphologie du pollen dans la classification du genre *Acacia*. *C. R. A. S.*, 258 : 4823-4825.

GUINET (P.). 1967. Parallélisme entre les caractères du pollen dans les groupes Piptadéniées et Acaciées des Mimosacées. *Rev. Paleobot. Palynol.*, 3, n° 1-4 : 151-153.

GUINET (P.). 1969. Les Mimosacées. Étude de palynologie fondamentale : corrélations, évolution. Thèse Fac. Sc. Toulouse, 293 p., 20 pl.

HARBORNE (J. B.), D. BOULTER et B. L. TURNER. 1971. Chemotaxonomy of the *Leguminosae*. 1 vol., 612 p., Academic Press, London.

HAUPT (A. W.). 1956. An introduction to botany. 3e edit., 1 vol., 447 p., Mac Graw Hill Comp., London.

HUTCHINSON (J.). 1964. The genera of flowering plants (*Angiospermae*). Vol. I, Dicotyledons. 1 vol., 516 p., Oxford.

HUTCHINSON (J.). 1969. Evolution and phylogeny of flowering plants. 1 vol., 717 p., 550 fig., Academic Press, London.

International code of nomenclature. 1966. Adopted by the 10th international botanical congress, Edinburgh 1964. 1 vol. 402 p., Utrecht.

Janzen (D. H.). 1966. Coevolution and mutualism between ants and acacias in Central America. *Evolution*, 20, n° 3 : 249-275.

Janzen (D. H.). 1967. The interaction of the bull's horn acacia (*Acacia cornigera* L.) with one of its ant inhabitants (*Pseudomyrmex ferruginea* F. Smith) in eastern Mexico. *Univ. Kansas Sc. Bull.*, XVII, n° 6 : 315-558, 62 fig.

Jay (M.), P. Lebreton et R. Letoublon. 1971. Recherches chimiotaxonomiques sur les plantes vasculaires XXII : apports récents de la biochimie à la résolution de quelques problèmes systématiques posés par les Légumineuses. Actes du VI[e] Symposium de *Flora Europaea, Boissiera*, 19 : 219-257.

Keast (A.), R. L. Crocker et C. S. Christian. 1959. Biogeography and ecology in Australia. *Monographiae Biologicae*, n° VIII, 640 p., D. W. Junk, Den Haag.

Knight (C. B.). 1965. Basic concepts of ecology. 1 vol., 468 p. New York.

Lamoureux (C. H.). 1971. Some botanical observations on koa. *Newsletter of the Hawaiian Bot. Soc.*, X, n° 1 : 1-7.

Legris (P.). 1963. La végétation de l'Inde. Écologie et flore. Thèse de Doct. d'État de la Fac. Sc. Toulouse. 589 p., Toulouse.

Lemesle (R.). 1955. Contribution à l'étude de quelques familles de Dicotylédones considérées comme primitives. *Phytomorphology*, 5, n° 1 : 11-45.

Léonard (J.). 1955. Les conceptions génériques et spécifiques en Afrique tropicale et leur incidence sur l'établissement des aires. *Webbia*, XI : 387-403.

Léonard (J.). 1957. Genera des *Cynometreae* et des *Amherstieae* africaines (*Leguminosae - Caesalpinioideae*). Essai de blastogénie appliquée à la systématique. *Mém. Acad. Roy. Belgique*, XXX, n° 2 : 1-312.

Léonard (J.). 1958. Intérêt de l'étude des plantules en systématique. *Les Natur. Belges*, XXXIX, n° 3 : 99-107.

Leroy (M.). 1955. Étude des formes de jeunesse de quelques genres de la famille des Mimosacées. D. E. S., 1 vol. manuscrit, 175 p. et 1vol. planches. Laboratoire de Botanique, Toulouse.

Lothelier (M. A.). 1893. Recherches anatomiques sur les épines et les aiguillons des plantes. Thèse Fac. Sc. Lille, 147 p.

Macbride (J. F.). 1943. Flora of Peru. *Leguminosae. Field Museum of Nat. Hist.*, XIII, part. III, n° 1 : 1-507.

Mac Luckie (J.) et H. S. Mac Kee. Australian and New Zealand botany. Associated Gen. Public. Sydney, 758 p., 276 fig.

Maiden (J. H.) et E. Betche. 1916. A census of New South Wales plants. Government Printer Sydney.

Mangenot (S. et G.). 1962. Enquête sur les nombres chromosomiques dans une collection d'espèces tropicales. *Rev. Cyt. Biol. Végét.*, 25 : 411-447.

Massart (J.). 1894. La récapitulation et l'innovation en embryologie végétale. *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique*, XXXIII, n° 1 : 150-247.

Meher-Homji (V. M.). 1963. Les bioclimats du subcontinent indien et leurs types analogues dans le monde. Thèse de Doct. d'État de Sc. nat. Toulouse, 254 p.

Melville (D. R.). 1966. Continental drift, mesozoïc continent and the migrations of the Angiosperms. *Nature*, 211 : 116-120.

MERRILL (E. D.) et L. M. PERRY. 1942. *Plantae papuanae archboldianae*, X. *Journ. of the Arnold Arb.*, XXVIII, n° 4 : 384-416.

MIÈGE (J.). 1960. Troisième liste de nombres chromosomiques d'espèces d'Afrique occidentale. *Ann. Fac. Sc. Dakar*, 5 : 252-263.

MONOD (Th.). 1957. Les grandes divisions chorologiques de l'Afrique. Rapport présenté à la réunion de spécialistes sur la Phytogéographie, Yangambi, 1956, 146 p., 3 pl. h.-t. Publication n° 24 du C. S. A.

MORET (L.). 1964. Manuel de Paléontologie végétale. 3e édit. avec addendum. 1 vol. 244 p., 86 fig., Masson et Cie, Paris.

MUELLER (F. von). 1887-88. Iconography of australian species of *Acacia* and cognate genera. 13 décades avec planches. Melbourne.

NEVILLE (P.). 1964. Corrélations morphogènes entre les différentes parties de la feuille de *Gleditschia triacanthos* L. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, Paris, 12e série, 5 : 785-798.

NEVILLE (P.). 1970. Morphogenèse chez *Gleditsia triacanthos* L., IV. Le polymorphisme foliaire. *Rev. gén. Bot.*, 77 : 353-385.

NEWMAN (I. V.). 1933. Studies in the australian acacias. I - General introduction. II - The life history of *Acacia baileyana* F. v. M. part 1 : some ecological and vegetative features, spore production and chromosome number. *Journ. Linn. Soc. London, Bot.*, 49 : 133-167.

NICOLOFF (M. T.). 1910. Sur les feuilles juvéniles des jeunes plantules et des rameaux adventif. *Rev. Gén. Bot.*, 22 : 113-124.

ORNDUFF (R.). 1965-68. Index to plant chromosome numbers for 1965, 1966, 1967, 1968. *Regnum vegetabile*, Utrecht.

PÉE-LABY (E.). 1892. Recherches sur l'anatomie comparée des cotylédons et des feuilles dicotylédonées. Thèse Doct. d'État Fac. Sc. Toulouse, 145 p.

ROBBERTSE (P. J.) et H. P. VAN DER SCHIJFF. 1971. The genus *Acacia* MILLER in South Africa-5 (with special reference to the seedling structure as a taxonomic characteristic). 7e session plénière A. E. T. F. A. T., Munich, 7-12 sept. *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 10 : 170-177.

RUDD (V. E.). 1964. Nomenclatural problems in the *Acacia cornigera* complex. *Madroño*, 17, n° 6 : 198-201.

RZEDOWSKI (J.). 1965. Relaciones geograficas y posibles origenes de la flora de Mexico. *Bol. Soc. Bot. Mexico*, 29 : 121-177.

SAFFORD (W. E.). 1914. *Acacia cornigera* and its allies. *Journ. Wash. Acad.* 14 : 356-368.

SAPORTA (G. de) et A. F. MARION. 1885. L'évolution du règne végétal. T. I et II : Les Phanérogames. 249 + 247 p.

SCHENCK (H.). 1914. Die myrmekophilen *Acacia*-Arten. *Bot. Jahrb*, 50. Supplementband : 449-487.

SCHIMPER (W. P.) et K. A. ZITTEL. 1891. Traité de paléontologie. Partie II : Paléophytologie. *Leguminosae*, p. 665.

SCHMITT (C.). 1969. Sur les intumescences stipulaires de quelques acacias africains. *Bull. Soc. Bot. France, Mémoires*, Colloque de morphologie de Strasbourg, 1-2 avril 1968 : 157-162.

SCHNELL (R.). 1970. Introduction à la phytogéographie des pays tropicaux. Vol. 1. Les flores, les structures, 499 p., Gauthiers-Villars, Paris.

SENEVIRATNE (A.) et L. FOWDEN. 1968. The amino-acids of the genus *Acacia*. *Phytochemistry*, 7 : 1039-1045.

Senn (H. A.). 1938. Chromosome number relationships in the *Leguminosae. Bibliographia Genetica* XII, Den Haag, *Mimosoideae* : 179-183.

Skottsberg (C.). 1940. The flora of the Hawaiian islands and the history of the Pacific Basin. *Proc. 6 th. Sc. Pac. Congr.*, 4 : 685-707.

Smith (A. C.). 1950. Studies of pacific island plants VI - New and noteworthy flowering plants from Fiji, 1950. *Journ. Arnold Arbor.*, 31 : 137.

Sorsa (P.). 1969. Pollen morphological studies on the *Mimosaceae. Ann. Bot. Fenn.*, 6, n° 1 : 1-34.

Spegazzini (C.). 1921. Acacieas argentinas. *Bol. Acad. nac. Cien. Cordoba,* XXVI : 161-334.

Sporne (K. R.). 1954. Statistics and the evolution of Dicotyledons. *Evolution,* 8 : 55-65.

Sporne (K. R.). 1954. A note on nuclear endosperm as a primitive among Dicotyledons. *Phytomorphology,* 4, n° 3-4 : 275-278.

Sporne (K. R.). 1959. On the phylogenetic classification of plants. *Amer. Journ. Bot.*, 46, n° 5 : 385-394.

Stebbins (G. L.). 1947. Types of polyploids : their classification and significance. Advances in genetics, 1 : 403-429.

Stebbins (G. L.). 1950. Variation and evolution in plants. 1 vol. 637 p., Columbia Univ. Press, New York.

Stratton (R.). 1947. Origin of cotyledons in the *Leguminosae. Proc. Oklahoma Acad. Sciences,* 27 : 75-76.

Stratton (R.). 1947. The significance of stipules in the *Leguminosae. Proc. Oklahoma Acad. Sciences,* 27 : 76-77.

Takhtajan (A. L.) 1954. Quelques problèmes de la morphologie évolutive des Angiospermes. Essais de Botanique, II : 778-793, Moscou-Léningrad.

Taubert (J.). 1891. *Leguminosae in* Engler (A.) et K. Prantl. Die Naturlichen Pflanzenfamilien, III, teil 2 : 71-385, Leipzig.

Tindale (M.) et D. Roux. 1969. A phytochemical survey of the australian species of *Acacia. Phytochemistry,* 8 : 1713-1727.

Tischler (G.). 1927-1936. Pflanzliche Chromosomen - Zahlen. *Tabulae Biologicae,* 4 : 1-83 (1927) ; 7 : 109-226 (1931) ; 11 : 281-304 (1935) ; 12 : 57-115 (1936).

Tjio (J. H.). 1948. *Hereditas,* 34 : 135.

Trivedi (T.). 1959. Pollen of *Acacia* from tufaceous limestone near Udaipur. *Nature,* 184, n° 4680 : 123-124.

Trochain (J. L.). 1969. Le rythme biologique aberrant de *Faidherbia albida* (*Mimosaceae*). *Ann. Scient. Univ. Besançon,* 3e série, Bot., 6 : 7-13.

Trochain (J. L.). 1970. Hypothèses paléoclimatiques sur la mise en place de l'actuelle forêt dense africaine. *Communic. Acad. Sc. Insc. Belles-Lettres de Toulouse,* 11 février 1970 : 105-135.

Turner (B. L.) et O. S. Fearing. 1960. Chromosome numbers in the *Leguminosae.* 3 - Species of the southwestern United States and Mexico. *Amer. Journ. Bot.*, 47 : 603-608.

Van Steenis (C. G. J.). 1962. The land-bridge theory in botany. *Blumea,* Leiden, XI, n° 2 : 235-372, 24 cartes.

Vassal (J.). 1965. Les Acacias à phyllodes. Essai d'hypothèses évolutives basées sur les observations ontogéniques. *Revue de l'Agenais,* 91e année, 2e trim. : 151-160.

VASSAL (J.). 1967. La plantule d'*Acacia albida* DEL. [= *Faidherbia albida* (DEL.) A. CHEV.]. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 103, n° 3-4 : 583-589.

VASSAL (J.). 1967. Variations individuelles au cours des premiers stades foliaires chez *Acacia caven* (MOL.) MOL. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 103, n° 1-2 : 223-231.

VASSAL (J.). 1969. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia.* Acacias africains. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 105, 1-2 : 55-111.

VASSAL (J.). 1970. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia.* Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaii. I. Acacias à phyllodes ou *Phyllodineae. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 106, 1-2 : 191-276.

VASSAL (J.). 1971 a. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia.* Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaii. II. Les Acacias bipennés : *Pulchellae, Botryocephalae, Gummiferae. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 107, 1-2 : 247-278.

VASSAL (J.). 1971 b. Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia.* Acacias américains, Acacias asiatiques. *Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 107, 1-2 : 157-190.

VASSAL (J.). 1971 c. Contribution à l'étude morphologique des graines d'*Acacia. Bull. Soc. Hist. nat. Toulouse,* 107, 1-2 : 191-246.

VASSAL (J.). 1971 d. La plantule d'*Acacia dolichocephala* HARMS. *Travaux Lab. for. Toulouse,* t. I, vol. VIII, article XIII, 4 p.

VASSAL (J.) 1971 e. Apport des données séminologiques et ontogéniques à la recherche d'un classement naturel de quelques Acacias africains. 7e Session plénière A. E. T. F. A. T., 7-12 sept. 1970. *Mitt. Bot. Staatssamml. München,* 10 : 178-197.

WENT (F. W.). 1971. Parallel evolution. *Taxon,* 20, n° 2-3 : 197-226.

WICKENS (G. E.). 1969. A study of *Acacia albida* DEL. (*Mimosoideae*). *Kew Bull.,* 23, n° 2 : 181-202.

WIGHT (R.) et G. A. W. ARNOTT. 1834. *Prodromus florae peninsulae Indiae orientalis.* Vol I, *Mimoseae :* 267-279, London.

WODEHOUSE (R. P.). 1935. Pollen grains. Their structure, identification and significance in Science and medecine. 1 vol. 574 p., 123 fig., New York.

ZEYLEMAKER (F. C. J.). 1969. Distribution of mearnsitrin in *Acacia* sp. *Phytochemistry,* 8 : 435-436.

ZIMMERMAN (W.). 1930. Die Phylogenie der Pflanzen. 1 vol. 454 p., Gustav Fischer, Iena.

(*Laboratoire de Botanique et Biogéographie, Université Paul Sabatier, Toulouse.*)

PLACE DES ESPECES ETUDIEES DANS LE NOUVEAU CLASSEMENT PROPOSE

Sous-genre Acacia
(Section Acacia)

Sous-section *Pluriseriae*

A. caven
farnesiana
giraffae
sphaerocephala

Sous-section *Uniseriae*

A. abyssinica
amentacea
bidwilli
constricta
coulteri
dolichocephala
drepanolobium
gerrardii
hebeclada
hockii
horrida
karroo
kirkii
lahai
leucophloea
luederitzii
macrothyrsa
nilotica
pennatula
rehmanniana
robusta
seyal
sieberana
tortilis
vernicosa

Sous-genre Aculeiferum

Section Aculeiferum
(Sous-section *Polyacanthae*)

A. caffra
catechu
galpinii
laeta
lenticularis
modesta
nigrescens
polyacantha
senegal

Section Monacanthea
Sous-section *Cryptocotylae*

A. greggii

Sous-section *Phanerocotylae*
série *Americanae*

A. berlandieri
bonariensis

série *Gerontogeae*

A. ataxacantha
brevispica
donnaiensis
kamerunensis

Sous-genre Heterophyllum
Section Pulchelloidea

Sous-section *Magniscutellae*

A. diptera
drummondii
extensa
myrtifolia
pentadenia
pulchella
urophylla

Sous-section *Parviscutellae*

A. amblygona
continua
spinescens

Section Uninervea

(Sous-section *Mixtae*)

A. acinacea
armata
baileyana
botrycephala
brachybotrya
buxifolia
cardiophylla
conferta
cultriformis
dealbata
deanei
decora
decurrens
dodonaeifolia
elata
falciformis
glandulicarpa
graffiana
hispidula
irrorata
iteaphylla
leucoclada
ligulata
linifolia
mearnsii
microbotrya
muellerana
notabilis
podalyriaefolia
polybotrya
pycnantha
retinodes
rossei
rotundifolia
rubida
saligna
spectabilis
stricta
strongylophylla
suaveolens
ulicifolia
undulifolia
verticillata
vestita
victoriae
wattsiana

Section Heterophyllum

Sous-section *Globiferae*

A. calamifolia
confusa
cyclopis
elongata
farinosa
heterophylla
implexa
koa
melanoxylon
peuce
sowdeni
stenophylla
subporosa
tetragonophylla

Sous-section *Spiciferae*

A. acuminata
brachystachya
coolgardiensis
craspedocarpa
doratoxylon
gracilifolia
grasbyi
kempeana
longifolia
oxycedrus
triptera

INDEX DES FIGURES ET PLANCHES HORS-TEXTE

Les articles indiqués en renvois sont numérotés de la façon suivante :

I : Plantules des Acacias africains.
II : Plantules des Acacias américains et asiatiques.
III : Plantules des Acacias insulaires à phyllodes.
IV : Plantules des Acacias insulaires à feuilles bipennées.
V : Graines des Acacias.

Nota : les chiffres arabes indiquent des numéros de pages.

abyssinica subsp. *calophylla* I : 11, 21.
acinacea III : 21, 45.
acuminata III : pl. h.-t. IV.
albida V : 25.
amblygona III : pl. h.-t. I.
amentacea II : 15, 23; pl. h.-t. I; V. 25.
armata III : 21, pl. h.-t. II.
ataxacantha I : 11, 19, 23, 25, 41, 48.
baileyana IV : 13, 21, pl. h.-t. I; V : 25, 37.
berlandieri II : 15, pl. h.-t. I.
bidwilli IV : 13.
bonariensis II : 15.
botrycephala IV : 13, 21, pl. h.-t. I.
brachybotrya III : 21, 45.
brachystachya III : 21, pl. h.-t. I.
brevispica subsp. *brevispica* I : 23.
brevispica subsp. *dregeana* I : 11, 19, 23, 37; V : 25.
caffra I : 8, 23; V : 25, 29, 37.
calamifolia III : 39, 45; V : 25.
cardiophylla IV : 13.
catechu II : pl. h.-t. I.
caven II : 15, pl. h.-t. II.
conferta III : pl. h.-t. I.
confusa III : 21, 39, 45, pl. h.-t. V; V : 25.
constricta II : 15.
continua III : 53.
coolgardiensis III : 45.
craspedocarpa III : 21, pl. h.-t. I; V : 25, 29, 37.
cultriformis III : 39.
cyclopis III : 21, 23, 39, 49; V : 25.
dealbata IV : 21.
decora III : 39.
diptera III : 21, 53; V : 25.
dodonaeifolia III : 39, pl. h.-t. II; V : 25.
donnaiensis II : 15.
doratoxylon III : 45.
drepanolobium I : 21.
elata IV : 13.
elongata III : 23, 39.
extensa III : 29, 53; V : 29.
farnesiana I : 8, 11, 41.
galpinii I : 8, 13, 19, 23, 37, 41, 48; V : 25, 29.
gerrardii var. *gerrardii* I : 13, 21, 34, 35; V : 29.
giraffae I : 13, 19, 21, 41, 50.
glandulicarpa III : 39.
gracilifolia III : 45.
grasbyi III : 23, pl. h.-t. II.
greggii II : 15, 23.
hebeclada I : 21, 41, 48.
heterophylla III : 39, pl. h.-t. IV, V; V : 25.
hispidula V : 25.
hockii I : 19, 50.
horrida V : 37.
implexa V : 25.
iteaphylla III : 23.
kamerunensis I : 23.
karroo I : 21, 48.
kempeana III : 45; V : 25.
kirkii subsp. *kirkii* I : 48.
koa III : 45, pl. h.-t. IV.
lacta I : 23, 38.
lahai I : 19.
leucoclada subsp. *argentifolia* IV : pl. h.-t. I.
leucophloea II : 23.
ligulata III : pl. h.-t. I; V : 25.
longifolia III : 39.
luederitzii var. *retinens* I : 11.
macrothyrsa I : 19, 50.
mearnsii IV : 21.
melanoxylon III : pl. h.-t. VI.
microbotrya III : 21.
modesta II : 15.
muellerana IV : 21.
myrtifolia III : 39, pl. h.-t. I.
nigrescens I : 8, 13, 19, 25, 38, 50.
nilotica subsp. *adstringens* I : 50; V : 25, 37.
nilotica subsp. *kraussiana* I : 11.
notabilis V : 25.
oxycedrus III : 39, 45, pl. h.-t. III.
pentadenia IV : 13; V : 25.
peuce III : 21, 39, 45; V : 25, 37.
podalyriaefolia III : 39.
polyacantha subsp. *campylacantha* I : 19, 23, 25, 48.
polyacantha subsp. *polyacantha* II : 15.

pulchella IV : 13, 21, pl. h.-t. I; V : 37.
pycnantha III : 21, 29, 39.
rehmanniana I : 19.
robusta I : 36; V : 25.
rossei III : 23.
saligna III : 29, 39, 49; V : 29.
senegal I : 8, 19, 23, 25.
seyal var. *fistula* I : 35.
seyal var. *seyal* I : 8.
sieberana var. *villosa* I : 19.
sieberana var *woodii* I : 21, 41, 50.
sowdeni III : 29, 45, pl. h.-t. II; V : 29.
sphaerocephala II : 15, 23.
spinescens III : 21, 23, 49.
stronglophylla III : 23, 53; V : 37.
stenophylla III : pl. h.-t. I; V : 37.
subporosa III : 21, 23.
tetragonophylla III : 23, pl. h.-t. III; V : 25.
tortilis subsp. *heteracantha* I : 21.
triptera III : 53.
uticifolia III : 29.
urophylla III : 23, 39, pl. h.-t. III.
vernicosa II : 15, pl. h.-t. I; V : 37.
verticillata III : 39, 49.
victoriae V : 37.
wattsiana III : pl. h.-t. III.

INDEX DES SCHEMAS EVOLUTIFS ET DES CARTES

Schémas évolutifs et cartes sont inclus dans l'article intitulé « Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia* »,

Schémas évolutifs :

section *Monacanthea* : 74.
section *Acacia* : 78
section *Heterophyllum* : 84.
section *Uninervea* : 88.
section *Pulchelloidea* : 90.

Cartes :

sous-genre *Aculeiferum* : 100.
groupe *Filicinae* : 100.
sous-genre *Acacia* : 101.
sous-genre *Heterophyllum* : 101.
paléoclimats d'après Opdyke et Runcorn : 104.

INDEX DES ESPECES CITEES

Les articles indiqués en renvois sont numérotés de la façon suivante :
I : Plantules des Acacias africains.
II : Plantules des Acacias américains et asiatiques.
III : Plantules des Acacias insulaires à phyllodes.
IV : Plantules des Acacias insulaires à feuilles bipennées.
V : Graines des Acacias.
VI : Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*.

Acacia

abyssinica subsp. *calophylla* I : 4, 12, 15, 17, 20, 26, 28, 32, 33, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 47, 53, 54; V : 4, 10, 31, 43; VI : 34, 52, 53, 76.
acinacea III : 7, 16, 20, 22, 24, 25, 30, 34, 42, 43, 63, 73, 80; V : 4, 8, 17, 30, 44, 51; VI : 40, 55, 85, 86.
acuminata III : 13, 16, 20, 24, 27, 30, 43, 63, 75; V : 4, 8, 22, 30, 35, 44; VI : 36, 81.
alata III : 80.
albida : I : 2, 33; V : 5, 10, 19, 31, 32, 42; VI : 7, 8, 14, 16, 17, 106, 107.
amblygona III : 11, 15, 16, 20, 24, 25, 27, 28, 30, 41, 43, 44, 63, 73; V : 4, 8, 22, 30, 35, 44; VI : 26, 47, 53, 56, 89.
amentacea II : 3, 7, 9, 11, 12, 16, 17, 19, 24, 26, 27; V : 5, 10, 15, 16, 30, 42; VI : 32, 51, 53, 76.
arabica I : 1; II : 1, 20.
armata III : 7, 15, 16, 24, 25, 27, 30, 34, 42, 43, 78, 81; V : 4, 8, 18, 30, 48; VI : 40, 55, 85, 86.
aroma V : 2.
ataxacantha I : 6, 9, 10, 12, 14, 17, 22, 24, 27, 28, 30, 33, 43, 45, 46, 47, 51, 52, 55; V : 5, 7, 31, 33, 43, 53; VI : 11, 15, 25, 28, 48, 73, 74.
atramentaria V : 2.
aulacocarpa VI : 95.
auriculaeformis V : 2.
baileyana III : 2; IV : 2, 7, 8, 10, 11, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 26, 29; V : 4, 7, 16, 20, 33, 34, 45, 50; VI : 40, 44.
berlandieri II : 1, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 21, 22, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 32; V : 5, 7, 13, 15, 16, 21, 32, 33, 35, 41, 53; VI : 4, 10, 25, 28, 49, 73, 74.
bidwillii IV : 4, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 12, 17, 19, 22, 23, 26, 27; V : 4, 10, 31, 43; VI : 34, 76.
bonariensis II : 1, 4, 6, 7, 10, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 21, 22, 26, 27, 28, 29, 30, 32; V : 5, 7, 12, 16, 32, 33, 42, 53; VI : 28, 48, 73, 74.
botryocephala IV : 2, 7, 11, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 26, 29; V : 4, 7, 20, 34, 45, 50; VI : 41.
brachybotrya III : 8, 16, 20, 24, 30, 43, 77, 79; V : 4, 8, 18, 20, 30, 36, 45, 50; VI : 42, 55.
brachystachya III : 13, 16, 22, 24, 30, 36, 43, 47, 63, 67, 70; V : 4, 8, 17, 18, 30, 33, 34, 44, 51; VI : 22, 35, 53, 81, 82.
brevispica subsp. *brevispica* I : 6, 9, 12, 14, 17, 18, 22, 24, 27, 31, 33, 42, 43, 46, 47, 49, 51, 52, 55; V : 5, 7, 15, 16, 19, 32, 43, 53; VI : 28, 48, 73.
brevispica subsp. *dregeana* I : 6, 9, 12, 14, 17, 18, 22, 27, 31, 33, 39, 42, 46, 47, 49, 51, 52, 55; V : 5, 7, 15, 16, 19, 25, 32, 43, 53; VI : 28, 48, 73.
buxifolia III : 8, 16, 24, 30, 43, 56, 64, 65, 66, 68, 70, 79, 82; V : 4, 8, 18, 30, 44, 45; VI : 43.
caffra I : 2, 6, 9, 12, 14, 17, 20, 22, 24, 26, 27, 31, 33, 42, 47, 49, 51, 52, 53, 55; V : 5, 7, 17, 31, 44, 53; VI : 29, 75.
calamifolia III : 5, 15, 16, 20, 24, 25, 27, 28, 30, 41, 43, 48, 50, 64, 65, 66, 68, 73; V : 4, 8, 20, 21, 28, 39, 46, 51; VI : 38, 53, 54, 83, 84.
cardiophylla IV : 2, 7, 8, 12, 14, 15, 17, 18, 19, 20, 23, 26, 29; V : 4, 7, 20, 45, 50; VI : 40, 41.
catechu II : 1, 3, 5, 6, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 20, 21, 22, 26, 28, 31, 32; V : 5, 7, 17, 31, 33, 44, 53; VI : 29, 48, 75, 77.
caven I : 2, 7, 40; II : 3, 7, 10, 11, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 24, 25, 26, 27; V : 2, 4, 10, 17, 19, 21, 31, 33, 38, 40; VI : 30, 49, 50, 51, 76, 78.
complanata VI : 80, 92.
conferta III : 7, 16, 20, 24, 27, 30, 41, 42, 43, 68, 77, 78, 81; V : 4, 8, 18, 20, 21, 28, 45; VI : 6, 39, 85, 86.
confusa III : 11, 16, 20, 24, 28, 30, 33, 40, 41, 43, 44, 56, 63, 70, 75, 81; V : 4, 8, 20, 30, 43; VI : 7, 37, 54, 80, 82, 83, 92, 95, 101, 105.
constricta II : 3, 7, 10, 11, 12, 16, 17, 19, 21, 24, 25, 26, 27; V : 4, 10, 12, 19, 31, 39, 42; VI : 33, 52, 53, 76, 79.
continua III : 5, 15, 16, 20, 24, 25, 27, 28, 30, 41, 43, 48, 50, 64, 65, 66, 68, 73; V : 3, 8, 11, 16, 20, 28, 35, 44, 50; VI : 7, 8, 9, 47, 56, 89.
coolgardiensis III : 13, 16, 19, 24, 30, 43, 46, 63, 70, 77; V : 4, 8, 11, 12, 15, 16, 18, 30, 48; VI : 5, 34, 36, 81, 82.
cornigera II : 25; V : 2; VI : 49, 50.
coulteri II : 4, 5, 6, 7, 8, 11, 12, 16, 17, 19, 22, 26, 27, 29, 31; V : 3, 5, 10, 31, 42; VI : 6, 32, 51, 76, 92.

craspedocarpa III : 12, 16, 19, 20, 22, 24, 28, 30, 43, 63, 70, 75, 81; V : 4, 8, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 20, 30, 33, 35, 44, 51; VI : 35, 81.
crassicarpa VI : 95.
cultriformis III : 2, 8, 16, 24, 30, 40, 43, 65, 66, 68, 70, 79, 82; V : 4, 8, 18, 20, 30, 33, 36, 45, 50; VI : 42.
cyclopis III : 2, 12, 16, 20, 24, 30, 34, 38, 43, 44, 64, 65, 66, 75; V : 4, 8, 30, 46, 51; VI : 37, 54, 82, 83.
dealbata III : 2; IV : 3, 6, 7, 8, 10, 12, 16, 17, 19, 20, 23, 24, 26, 29; V : 4, 7, 21, 45; VI : 23, 44, 57.
deanei IV : 3, 7, 12, 16, 17, 19, 22, 23, 26, 29; V : 4, 7, 45; VI : 44.
decora III : 9, 16, 20, 24, 28, 30, 38, 43, 64, 70, 78; V : 4, 8, 18, 20, 30, 45; VI : 43.
decurrens var. *mollis* = *mearnsii*.
decurrens IV : 3, 6, 7, 12, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 26, 28, 29; V : 4, 7, 33, 45; VI : 44.
detinens VI : 18.
difformis III : 55.
diptera III : 5, 15, 16, 24, 26, 28, 30, 33, 43, 48, 51, 63, 68, 70, 74, 80; V : 3, 8, 11, 28, 47; VI : 7, 8, 9, 21, 46, 47, 56, 89, 91.
discolor = *botrycephala*.
dodonaeifolia III : 8, 16, 20, 24, 30, 36, 43, 44, 64, 66, 70, 78; V : 4, 8, 16, 30, 48; VI : 45, 46, 55, 86, 88.
dolichocephala V : 3, 5, 10, 31, 35, 38, 42; VI : 32, 51, 52, 76, 79.
donnaiensis II : 3, 5, 6, 7, 8, 10, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 21, 22, 24, 26, 27, 28, 29, 30, 32; V : 5, 7, 16, 17, 20, 31, 33, 35, 41, 53; VI : 10, 28, 73, 74.
doratoxylon III : 13, 16, 20, 24, 28, 30, 33, 35, 36, 43, 64, 70, 75; V : 4, 8, 16, 18, 22, 30, 48; VI : 25, 36, 81.
dorothea III : 55.
drepanolobium I : 3, 4, 12, 15, 17, 20, 27, 29, 33, 42, 47, 49, 54; V : 5, 10, 17, 31, 42; VI : 33, 52, 76.
drummondii IV : 2, 7, 11, 15, 17, 18, 19, 22, 23, 26, 28; V : 9, 45, 48; VI : 46, 56, 89, 90.
elata IV : 3, 6, 7, 10, 11, 12, 14, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 24, 26; V : 4, 7, 21, 45; VI : 41.
elongata III : 6, 11, 16, 20, 24, 30, 35, 40, 43, 44, 66, 70, 75, 81; V : 4, 8, 18, 28, 48; VI : 38, 83, 84, 88.
extensa III : 7, 15, 16, 24, 28, 30, 43, 47, 48, 64, 66, 67, 74; V : 4, 8, 17, 20, 28, 48; VI : 8, 21, 47, 56, 89, 91.
falciformis III : 9, 16, 24, 30, 35, 43, 64, 66, 67, 79, 82; V : 4, 8, 18, 20, 30, 45, 50; VI : 43.
farinosa III : 11, 12, 16, 20, 24, 27, 30, 43, 64, 70, 75; V : 4, 8, 30, 47; VI : 38, 83, 84, 88.
farnesiana I : 1, 3, 4, 7, 12, 15, 17, 20, 26, 29, 32, 33, 39, 40, 42, 47, 54; V : 2, 4, 10, 17, 19, 20, 21, 31, 39, 40; VI : 25, 30, 49, 50, 51, 69, 76, 78, 98, 99.
ferruginea VI : 92, 93.
filicina V : 2.
floribunda III : 38, 55.
galpinii I : 6, 9, 12, 14, 17, 18, 20, 24, 26, 27, 31, 33, 42, 44, 45, 47, 51, 52, 55; V : 5, 7, 13, 32, 44, 53; VI : 29, 49, 75.
gerrardii var. *gerrardii* I : 4, 12, 17, 20, 27, 29, 32, 33, 39, 40, 42, 43, 44, 45, 47; V : 4, 10, 13, 31, 42; VI : 32, 33, 52, 76.
giraffae I : 4, 9, 12, 17, 18, 20, 27, 29, 32, 33, 39, 40, 42, 44, 45, 46, 47, 49, 54; V : 4, 10, 17, 19, 20, 31, 41; VI : 5, 10, 30, 49, 50, 51, 76, 78.
glandulicarpa III : 7, 15, 16, 24, 28, 30, 42, 43, 44, 70, 79, 81; V : 4, 8, 30, 47; VI : 46, 55, 86, 88.
glaucescens VI : 95.
gracilifolia III : 13, 15, 16, 24, 30, 43, 47, 64, 66, 68, 70, 75, 77; V : 4, 8, 17, 22, 30, 47; VI : 34, 36, 81, 82.
graffiana III : 9, 16, 24, 30, 33, 40, 43, 64, 70, 79; V : 4, 8, 22, 28, 33, 34, 35, 36, 39, 41, 42, 51; VI : 40, 84, 87, 88.
grasbyi III : 13, 15, 16, 20, 24, 27, 30, 33, 40, 41, 43, 46, 63, 70, 77; V : 4, 8, 30, 33, 35, 43, 51; VI : 7, 35, 53, 81, 82.
greggii II : 4, 5, 6, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 22, 24, 26, 27, 28, 29, 32; V : 5, 7, 13, 15, 16, 17, 19, 32, 35, 42, 53; VI : 3, 4, 8, 10, 15, 25, 26, 47, 48, 49, 71, 73, 74.
hanburyana VI : 23.
hebeclada I : 4, 12, 17, 18, 20, 27, 29, 32, 33, 39, 40, 42, 44, 47; V : 4, 10, 31, 43; VI : 31, 76.
heterophylla III : 12, 16, 24, 26, 28, 30, 33, 34, 35, 38, 40, 41, 43, 44, 46, 61, 68, 70, 75, 81; V : 4, 8, 16, 20, 30, 39, 43, 51; VI : 22, 36, 54, 80, 82, 83, 95, 97, 101.
hispidula III : 8, 16, 24, 28, 30, 43, 64, 70, 79, 82; V : 4, 8, 17, 18, 20, 30, 35, 46; VI : 45, 55, 85, 86.
hockii I : 4, 12, 15, 17, 18, 27, 29, 32, 33, 40, 43, 45, 47, 54; V : 3, 5, 10, 31, 39, 41; VI : 11, 33, 51, 52, 76, 79.
horrida I : 1; II : 2, 7, 10, 11, 12, 16, 17, 19, 22, 26, 27; V : 5, 10, 31, 33, 35, 38, 42; VI : 32, 51, 76, 79, 99.
implexa III : 12, 16, 20, 24, 30, 34, 35, 40, 41, 43, 57, 61, 64, 70, 75, 81; V : 4, 8, 18, 30, 48; VI : 38, 83, 84.
insolita III : 2.
irrorata IV : 3, 6, 7, 12, 16, 17, 19, 22, 23, 26, 29; V : 4, 7, 20, 21, 45; VI : 44.
iteaphylla III : 9, 16, 20, 24, 30, 43, 64, 70, 78; V : 4, 8, 20, 30, 45, 50; VI : 43.
juniperina = *ulicifolia*.
kamerunensis I : 3, 6, 9, 12, 14, 15, 17, 22, 24, 26, 31, 33, 42, 43, 45, 46, 47, 49, 51, 52, 55; V : 5, 7, 15, 16, 19, 32, 43, 53; VI : 28, 48, 73, 102.

karroo I : 4, 12, 17, 20, 27, 29, 32, 40, 42, 45, 47, 49; V : 4, 10, 20, 31, 41; VI : 32, 33, 51, 52, 76, 79.
kempeana III : 13, 15, 16, 20, 24, 28, 30, 43, 63, 70, 75, 81; V : 4, 8, 18, 20, 30, 35, 47; VI : 35, 81.
kirkii subsp. *kirkii* I : 1, 3, 4, 7, 12, 17, 20, 27, 29, 35, 43, 44, 47, 49, 54; V : 3, 4, 10, 31, 38, 41; VI : 31, 51, 76.
koa III : 12, 16, 19, 24, 26, 28, 30, 33, 34, 35, 40, 41, 43, 44, 55, 60, 65, 68, 70, 74, 75, 81; V : 4, 8, 11, 12, 13, 15, 16, 30, 39, 41, 51; VI : 11, 22, 36, 37, 54, 80, 82, 83, 95, 97, 101.
koaia VI : 95, 101.
kauaiensis VI : 95, 101.
laeta I : 2, 6, 9, 12, 14, 17, 18, 20, 24, 26, 27, 31, 32, 39, 40, 43, 44, 46, 51, 52, 55; V : 5, 7, 32, 44, 53; VI : 29, 48, 49, 75.
lahai I : 4, 12, 15, 17, 20, 27, 29, 33, 42, 47, 49, 54; V : 3, 5, 10, 15, 16, 31, 34, 38, 43; VI : 32, 51, 76, 79.
latifolia VI : 80, 92.
latronum = *horrida*.
laurifolia = *simplicifolia*.
leprosa III : 55.
lenticularis II : 3, 5, 6, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 31, 32; V : 5, 7, 12, 13, 15, 32, 44, 53; VI : 4, 5, 29, 75.
leptocarpa VI : 95.
leucoclada subsp. *argentifolia* IV : 3, 6, 7, 10, 12, 16, 17, 19, 22, 23, 24, 26, 29; V : 4, 7, 45; VI : 44.
leucophloea II : 1, 2, 7, 10, 11, 16, 17, 19, 20, 21, 22, 25, 26; V : 5, 10, 31, 38, 41; VI : 11, 31, 50, 52, 76.
liaulata III : 9, 15, 16, 20, 24, 25, 28, 31, 33, 35, 64, 73, 74, 80; V : 4, 8, 30, 32, 34, 47; VI : 22, 40, 55, 85, 86.
linifolia III : 9, 17, 24, 31, 42, 43, 64, 66, 67, 70, 79, 82; V : 4, 9, 17, 18, 21, 30, 45; VI : 42.
longifolia III : 13, 17, 20, 24, 31, 35, 43, 44, 46, 54, 68, 70, 75; V : 4, 9, 18, 20, 22, 30, 33, 48; VI : 36, 57, 81.
luederitzii var. *retinens* I : 5, 12, 15, 17, 20, 27, 29, 33, 42, 47, 54; V : 5, 10, 15, 16, 18, 31, 32, 33, 44; VI : 34, 52, 76.
macrothursa I : 5, 12, 15, 17, 18, 27, 29, 33, 43, 46, 47, 49, 54; II : 25; V : 5, 10, 15, 16, 18, 20, 31, 33, 43; VI : 11, 32, 52, 76.
mangium VI : 80, 92, 95, 101.
mathuataensis VI : 95, 101.
mearnsii IV : 3, 6, 10, 12, 16, 17, 19, 20, 23, 26, 29; V : 4, 7, 21, 45; VI : 44.
meirinaii VI : 57.
melanoxylon III : 12, 17, 24, 26, 31, 36, 38, 40, 41, 43, 44, 46, 54, 75; V : 4, 9, 18, 30, 33, 46, 51; VI : 37, 54, 57, 58, 64, 82, 83.
microbotrya III : 9, 17, 20, 24, 28, 31, 34, 43, 64, 78; V : 4, 9, 17, 18, 20, 30, 45, 50; VI : 43.
modesta II : 1, 3, 5, 6, 7, 9, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 30, 31, 32; V : 5, 7, 12, 32, 44, 53; VI : 30, 75.
mollissima = *mearnsii*.
muellerana IV : 1, 4, 5, 7, 10, 12, 16, 17, 18, 19, 23, 26, 29; V : 4, 7, 16, 20, 34, 45, 50; VI : 9, 23, 41.
myrtifolia III : 9, 15, 17, 20, 24, 25, 28, 31, 38, 43, 70, 73; V : 4, 9, 18, 30, 36, 45; VI : 46, 47, 56, 89, 94.
nigrescens I : 6, 9, 12, 14 ,17, 20, 24, 26, 27, 31, 33, 42, 43, 44, 45, 46, 49, 51, 52, 55; V : 5, 7, 13, 32, 44, 53; VI : 30, 66, 75, 77.
nilotica subsp. *adstringens* I : 5, 12, 17, 20, 27, 30, 33, 43, 47, 54; V : 4, 10, 19, 20, 31, 41; VI : 14, 15, 25, 31, 50, 51, 76, 99.
nilotica subsp. *indica* II : 3, 7, 10, 11, 16, 17, 19, 21, 24, 26, 27; V : 4, 10, 19, 20, 31, 41; VI : 14, 15, 25, 31, 50, 51, 76, 99.
nilotica subsp. *kraussiana* I : 5, 12, 15, 17, 20, 27, 30, 32, 39, 40, 43, 45, 47, 54; V : 4, 9, 18, 30, 46; VI : 14, 15, 25, 31, 50, 51, 76, 99.
nilotica = *arabica*.
notabilis III : 9, 17, 20, 24, 31, 36, 40, 43, 64, 78; V : 4, 9, 18, 30, 46; VI : 45, 55, 87, 88.
obliqua = *rotundifolia*.
oblunata VI : 57.
oswaldi III : 2.
oxycedrus III : 6, 15, 17, 20, 24, 25, 27, 31, 40, 41, 42, 43, 44, 63, 68, 69, 70, 73, 80; V : 3, 9, 20, 28, 48, 50; VI : 6, 35, 53, 81, 82.
parschunaiana VI : 57.
pennata VI : 18.
pennatula II : 3, 6, 7, 10, 11, 16, 17, 19, 22, 24, 25, 26, 27; V : 4, 10, 17, 31, 38, 40; VI : 11, 31, 50, 51, 52, 53, 76.
pentadenia IV : 2, 7, 11 ,12, 15, 17, 18, 19, 20, 23, 26, 28; V : 4, 9, 20, 45, 48; VI : 7, 11, 21, 46, 56, 89.
peuce III : 2, 5, 17, 19, 24, 27, 31, 40, 41, 43, 47, 64, 66, 70, 75, 81; V : 3, 9, 11, 13, 15, 16, 28, 32, 42, 50; VI : 7, 36, 37, 54, 82, 83.
podalyriaefolia III : 9, 17, 24, 31, 33, 35, 40, 43, 60, 62, 64, 65, 66, 67, 70, 79, 82; V : 4, 9, 18, 30, 33, 34, 45; VI : 23, 42.
polyacantha subsp. *campylacantha* I : 6, 9, 12, 14, 17, 20, 22, 24, 26, 27, 31, 33, 42, 43, 47, 51, 53 55; II : 10; V : 5, 7, 32, 44, 53; VI : 29, 75, 102.
polyacantha subsp. *polyacantha* II : 3, 5, 6, 7, 9, 10, 11, 13, 14, 16, 18, 19, 21, 24, 26, 27, 28, 31, 32; V : 5, 7, 31, 44, 53; VI : 29, 48, 75, 102.
polybotrya IV : 4, 7, 10, 11, 12, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 26, 29; V : 4, 7, 45, 50; VI : 41.
pulchella IV : 1, 2, 7, 11, 12, 15, 17, 18, 19, 22, 23, 24, 25, 26 ,28; V : 4, 9, 20, 30, 45; VI : 7, 10, 11, 16, 26,

46, 56, 64, 65, 89, 90.
pycnantha III : 10, 17, 24, 28, 31, 36, 38, 43, 56, 64, 67, 70, 79, 82; V : 4, 9, 18, 30, 36, 45, 50; VI : 43, 57.
raddiana I : 2.
rehmanniana I : 5, 12, 17, 20, 27, 30, 32, 39, 40, 42, 44, 45, 47, 49; V : 5, 10, 19, 20, 31, 43; VI : 34, 53, 76.
restiacea III : 37, 80.
retinodes III : 2, 10, 15, 17, 24, 31, 33, 35, 40, 42, 43, 61, 68, 70, 79, 82; V : 4, 9, 18, 20, 30, 33, 46; VI : 16, 45, 55, 87, 88.
richei VI : 95, 101.
robusta I : 5, 12, 15, 17, 20, 26, 30, 32, 39, 40, 42, 44, 47, 49, 54; V : 5, 10, 31, 41, 43; VI : 34, 53, 76.
rossei III : 7 ,17, 20, 24, 26, 27, 31, 43, 64, 68, 70, 77; V : 4, 9, 18, 28, 48; VI : 6, 39, 84, 85, 86.
rotundifolia III : 8, 15, 17, 20, 24, 25, 31, 35, 42, 43, 44, 66, 67, 68, 73, 80; V : 4, 9, 17, 18, 30, 44, 51; VI : 40, 55, 85, 86.
rubida III : 10, 17, 24, 31, 33, 40, 41, 43, 60, 62, 64, 65, 66, 67, 70, 79, 82; V : 4, 9, 17, 18, 20, 30, 36, 46; VI : 11, 45, 55, 87, 88.
salicina var. *wayae* = *ligulata*.
saligna III : 10, 15, 17, 24, 28, 31, 33, 38, 43, 64, 66, 79, 82; V : 4, 9, 18, 20, 30, 33, 45; VI : 43.
senegal I : 2, 6, 9, 12, 14, 17, 20, 24, 26, 27, 32, 43, 44, 47, 51, 53, 55; V : 5, 7, 31, 44, 53; VI : 14, 15, 29, 48, 49, 75.
sentis = *victoriae*.
seyal I : 2; V : 2, 5, 10, 31, 39, 41; VI : 51, 52, 76, 79.
seyal var. *fistula* I : 3, 5, 12, 15, 17, 18, 27, 28, 30, 33, 43, 47, 54; VI : 33.
seyal var. *seyal* I : 5, 12, 15, 17, 18 ,27, 30, 33, 43, 47, 54; VI : 33.
sieberana var. *villosa* I : 5, 12, 15, 17, 27, 30, 33, 42, 47; V : 4, 10, 20, 31, 43; VI : 31, 50, 51, 76.
sieberana var. *woodii* I : 5, 9, 12, 17, 20, 26, 30, 32, 39, 40, 42, 44, 45, 47, 54; V : 4, 10, 12, 13, 17, 31, 43; VI : 31, 50, 51, 76.
silvicola I : 1.
simplicifolia VI : 80, 92, 95, 101.
simsii VI : 95.
sowdeni III : 6, 17, 20, 24, 31, 43, 47, 63, 64, 70, 77; V : 4, 9, 16, 18, 28, 48; VI : 38, 53, 83, 84.
spectabilis IV : 4, 7, 11, 12, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 23, 26, 29; V : 4, 7, 16, 20, 38, 50; VI : 41.
sphaerocephala II : 3, 6, 7, 9, 11, 12, 16, 17, 19, 21, 24, 25, 26, 27; V : 5, 10, 17, 19, 30, 38, 40; VI : 4, 11, 30, 49, 50, 76, 78.
spinescens III : 5, 15, 17, 19, 20, 24, 31, 51, 52, 62, 63, 68, 71, 73, 80; V : 3, 9, 11, 17, 18, 20, 28, 35, 44; VI : 7, 9, 47, 56, 64, 65, 89.
spirorbis VI : 95, 101.
stenophylla III : 11, 17, 19, 24, 31, 34, 35, 41, 43, 55, 64, 68, 75, 81; V : 4, 9, 30, 35, 43, 44; VI : 15, 16, 25, 37, 54, 82, 83.
stipulosa III : 70.
stricta III : 8, 15, 17, 24, 31, 43, 44, 68, 70, 75, 79, 81; V : 4, 9, 11, 30, 48; VI : 46, 55, 86, 88.
strongylophylla III : 7, 15, 17, 24, 27, 31, 41, 42, 43, 64, 70, 78, 81; V : 4, 9, 22, 30, 35, 39, 47, 51; VI : 40, 55, 84, 85, 86.
suaveolens III : 10, 17, 20, 24, 25, 31, 34, 35, 36, 43, 55, 57, 61, 64, 70, 78; V : 4, 9, 18, 20, 30, 34, 47; VI : 45, 55, 84, 87, 88.
subporosa III : 11, 17, 20, 24, 31, 43, 64, 70, 75, 81; V : 4, 9, 30, 48; VI : 38, 83, 84.
suma = *polyacantha* subsp. *polyacantha*.
tetragonocarpa VI : 64.
tetragonophylla III : 6, 15, 17, 20, 22, 24, 31, 33, 34, 35, 41, 43, 47, 64, 65, 69, 70, 77; V : 3, 9, 17, 18, 20, 28, 46, 51; VI : 38, 53, 54, 83, 84.
tortilis subsp. *heteracantha* I : 5, 12, 17, 20, 27, 30, 33, 42, 45, 47; V : 2, 4, 10, 31, 38, 40, 41; VI : 32, 33, 52, 76.
tortilis subsp. *raddiana* I : 6, 12, 17, 20, 27, 30, 33, 43, 47; V : 2, 4, 10, 31, 39, 41; VI : 32, 33, 52, 76.
triptera III : 5, 17, 20, 24, 27, 31, 43, 48, 50, 64, 68, 70, 75, 81; V : 3, 9, 11, 16, 28, 47, 50; VI : 7, 8, 9, 35, 53, 81, 82.
ulicifolia III : 6, 17, 20, 22, 24, 25, 27, 31, 41, 42, 43, 64, 68, 70, 78, 81; V : 3, 9, 18, 20, 28, 41, 50; VI : 6, 39, 84, 85, 86.
uncinata III : 38.
undulifolia III : 8, 17, 24, 31, 43, 70, 79, 82; V : 4, 9, 18, 20, 30, 45, 50; VI : 45, 55, 85, 86.
urophylla III : 11, 15, 17, 20, 24, 25, 27, 31, 35, 38, 41, 42, 43, 44, 46, 61, 64, 68, 70, 72, 73; V : 4, 9, 11, 12, 18, 30, 48; VI : 46, 53, 56, 89.
vernicosa II : 4, 7, 8, 9, 11, 12, 16, 17, 19, 21, 22, 25, 26, 27; V : 5, 10, 12, 15, 16, 17, 19, 31, 38, 42, 45; VI : 11, 33, 52, 53, 76, 79.
verticillata III : 2, 6, 15, 17, 22, 24, 27, 31, 37, 40, 41, 42, 43, 44, 48, 54, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 78; V : 3, 9, 28, 48, 50; VI : 6, 39, 54, 85, 86.
vestita III : 11, 17, 24, 31, 34, 43, 64, 70, 79, 82; V : 4, 9, 18, 20, 30, 45, 50; VI : 42.
victoriae III : 8, 17, 20, 24, 25, 27, 31, 41, 43, 64, 73, 80; V : 4, 9, 16, 18, 22, 30, 35, 39, 47, 51; VI : 39, 55, 84, 85, 86.
wattsiana III : 11, 17, 24, 31, 33, 40, 43, 64, 65, 70, 79, 82; V : 4, 9, 18, 20, 30, 46; VI : 45, 55, 87, 88.
wilcoxensis VI : 57.
willardiana VI : 80, 95, 97, 101.

FAIDHERBIA
albida : voir *A. albida*.

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION

Remerciements 7

Avant-propos 9

Généralités sur le genre *Acacia* 12
Etymologie 12
Paternité du genre *Acacia* 13
Position taxonomique, diagnose et subdivisions du genre *Acacia*. 13
Biogéographie sommaire des Acacias 20
Intérêt économique 21
Myrmécophilie 21

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES D'ACACIA. ACACIAS AFRICAINS

Historique — But recherché 1

Matériel utilisé 2

Généralités sur les critères utilisés 7

Morphologie des plantules 7

I. — Type de germination 7

II. — Plantules au stade cotylédonaire 9
A. Collet 9
B. Hypocotyle 9
C. Cotylédons 10
D. Particularités 18

III. — Plantules aux stades épicotylaire et feuillé 18
A. Epicotyle 18
B. Stipules et spinescence chez les Acacias *Gummiferae* . 18
C. Stipules chez les Acacias *Vulgares* 20
D. Spinescence chez les Acacias *Vulgares* 22
E. Phyllotaxie des premières feuilles 26
F. Morphologie foliaire 28
1. Nombre de paires de pennes et de folioles 28
2. Modes de succession foliaire et relations entre ces modes 32
3. Glandes foliaires 42
4. Forme générale et nervation des folioles 46
5. Particularités 47

Interprétation générale des résultats et conclusion 49

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES D'ACACIA. ACACIAS AMÉRICAINS, ACACIAS ASIATIQUES

Historique et but recherché 1

Matériel utilisé 2

Généralités sur les critères utilisés 4

Morphologie des plantules 5

I. — Type de germination 5

II. — Plantules aux stades cotylédonaire et feuillé 5
A. Collet 5
B. Hypocotyle 6
C. Cotylédons 6
D. Epicotyle 11
E. Stipules et spinescence chez les Acacias *Gummiferae* . . 11
F. Stipules des Acacias *Vulgares* 12
G. Spinescence chez les Acacias *Vulgares* 14
H. Phyllotaxie des premières feuilles 16
I. Morphologie foliaire 16
1. Nombre de paires de pennes et de folioles 16
2. Modes de succession foliaire et modes mixtes 19
3. Glandes foliaires 22
4. Forme générale et nervation des folioles 25

5. Morphologie du pétiole 26
6. Particularités 27
J. Pilosité 27
Interprétation générale des résultats et conclusion 28

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DE LA MORPHOLOGIE DES PLANTULES D'ACACIA. ACACIAS INSULAIRES DES OCÉANS INDIEN ET PACIFIQUE : AUSTRALIE, FORMOSE, ILES MAURICE ET HAWAII

Historique et but recherché 1
Matériel utilisé 3

1re partie : **Les Acacias à phyllodes ou Phyllodineae**

Espèces étudiées 5
Généralités sur les critères utilisés 13
Morphologie des plantules 14
I. — Type de germination 14
II. — Plantules aux stades cotylédonaire et feuillé 14
A. Collet 14
B. Hypocotyle 14
C. Cotylédons 15
D. Epicotyle 26
E. Stipules 26
F. Morphologie foliaire 32
1. Nombre de paires de pennes et de folioles de la jeune plantule, modes de succession foliaire 32
2. Morphologie des folioles 36
3. Disparition de la feuille composée 36
Phyllodinisation, phyllocladisation, lépidisation ... 37
Analyse critique de la valeur du phyllode 54
Valeur de l'écaille chez *A. spinescens* 62
4. Glandes foliaires 63
G. Phyllotaxie des premières feuilles 67
H. Pilosité 69
Interprétation générale des résultats et conclusion 71

2e partie : **Les Acacias bipennés : Pulchellae, Botryocephalae, Gummiferae**

Espèces étudiées 1
Généralités sur les critères utilisés 4
Morphologie des plantules 4
I. — Type de germination 4
II. — Plantules aux stades cotylédonaire et feuillé 5
A. Collet 5
B. Hypocotyle 5
C. Cotylédons 5
D. Epicotyle 11
E. Stipules 11
F. Morphologie foliaire 14
1. Nombre de paires de pennes et de folioles de la jeune plantule, modes de succession foliaire 14
2. Morphologie des folioles 18
3. Morphologie du pétiole 18
4. Longueurs relatives des paires proximale et distale de pennes 20
5. Glandes foliaires 20
6. Particularités 24
G. Morphologie des épines chez *A. pulchella* 24
H. Phyllotaxie des premières feuilles 26
I. Pilosité 26
Interprétation générale des résultats et conclusion 27

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE MORPHOLOGIQUE DES GRAINES D'ACACIA

Historique et but recherché 1
Matériel utilisé 3

Généralités sur les critères utilisés 5
Morphologie des graines d'*Acacia* 5
I. — Généralités 5
II. — Dimensions et forme 6
A. Dimensions 6
B. Forme 12
III. — Couleur 18
IV. — Ecusson 19
V. — Funicule 23
A. Généralités 23
B. Principaux types et sous-types de funicules 24
C. Couleur du funicule 32
VI. — Zone hilo-raphéale 33
VII. — Morphologie interne 35
Interprétation générale des résultats et conclusion 39

Apport des recherches ontogéniques et séminologiques a l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre Acacia

I. — Bilan global des connaissances sur l'ontogénie et la séminologie des espèces étudiées 3
A. Ontogénie 3
1. Germination 3
2. Collet 4
3. Hypocotyle 4
4. Cotylédons 4
5. Epicotyle 5
6. Stipules 5
7. Aiguillons 6
8. Phyllotaxie des premières feuilles 6
9. Morphologie foliaire 7
10. Pilosité 11
B. Séminologie 12
II. — Taxonomie 12
A. Principales subdivisions proposées 14
B. Commentaires sur ces subdivisions 16
Genre *Faidherbia* 16
Genre *Acacia* 17
1. Sous-genres 17
2. Sections 20
C. Clé des espèces du genre *Acacia* 24
D. Commentaires sur les subdivisions de détail du genre *Acacia* 47
1. Sous-genre *Aculeiferum* 47
a. Section *Monacanthea* 47
b. Section *Aculeiferum* 48
2. Sous-genre *Acacia* 49
3. Sous-genre *Heterophyllum* 53
a. Section *Heterophyllum* 53
b. Section *Uninervea* 54
c. Section *Pulchelloidea* 56
III. — Phylogénie 56
A. Données paléobotaniques 56
B. Degré d'évolution des principaux caractères 58
1. Germination 58
2. Cotylédons 58
3. La feuille 59
4. Spinescence 64
5. Phyllotaxie 66
6. Nervation stipulaire 67
7. Etat végétatif 67
8. Inflorescences et groupements d'inflorescences 67
9. Gousses 68
10. Graines 68

11. Nombres chromosomiques 69
12 Pollens 70
C. Evolution du genre *Acacia* 70
1. Hypothèse sur les caractéristiques morphologiques des souches mères du genre *Acacia* et de ses sous-genres. 70
2. Evolution dans les différents sous-genres d'Acacias .. 71
a. Sous-genre *Aculeiferum* 71
b. Sous-genre *Acacia* 77
c. Sous-genre *Heterophyllum* 79
3. Niveaux relatifs d'évolution et liens phylétiques entre sous-genres 91
4. Chorologie et différenciation du genre *Acacia* 93
a. Données chorologiques générales 93
b. Chorologie et différenciation des différentes subdivisions 94
D. Degré d'évolution et différenciation du genre *Faidherbia*. 106

Conclusion générale 106

ERRATA

Acacias africains.

p. (4) : après subsp. *kirkii* ajouter BRENAN.
p. (6) : après subsp. *brevispica* ajouter BRENAN.
p. (9) : 1re et 3e lignes : lire « les cotylédons s'échappent *des téguments* ... demeurent dans *les téguments* ».
p. (16) : valeurs combinées dans le diagramme : Lc2*m*/lc*m* et Lc1*m*/lp*m*.
p. (17) : 9e ligne : lire « ils peuvent provisoirement fusionner ... ».
p. (20) : 6e ligne : lire « subsp. *adstringens* ».
p. (42) : 25e ligne : supprimer la virgule après « généralement ».
p. (44) : 3e ligne avant la fin de la page : lire « Ces glandes ont le plus *souvent* ».
p. (46) (47) : remplacer «nervure secondaire proximale» par « nervure accessoire » (cf. p. (40) *in* Acacias insulaires I).
p. (48) : 2e ligne de la légende : après Fig. 57, lire *A. kamerunensis*.
p. (51) : 12e ligne : lire « collet *très* peu ... ».
p. (54) : 5e et 6e lignes avant la fin de la page : supprimer la phrase « Pour la même raison ... souhaitable ».

Acacias américains et asiatiques.

p. (14) : 11e ligne : lire « deux aiguillons *infrastipulaires* ».

Acacias insulaires, I.

p. (26) : 12e ligne avant la fin de la page : supprimer « généralement ».
4e ligne avant la fin de la page : lire « nervures principales *et accessoires* ».
p. (27) : 1re ligne : déplacer la parenthèse : « nombre supposé vraisemblable (mais non observé) ».
p. (29) : lignes 4, 7, 9 de la légende : lire « plante âgée » au lieu de « plantule âgée ».
p. (31) : dans la colonne mode de succession foliaire, pour *A. urophylla*, lire « 1 B (2) ».
p. (57) : § γ : lire « interprétation personnelle ».
p. (63) : après Glandes foliaires, ajouter note 18 bis : « Pour la caractérisation des types de glandes, voir le nota de la page (22) *in* Acacias américains et asiatiques ».
p. (64) (65) : remplacer le mot « intersection » par le mot « insertion ».
p. (73) : 8e ligne : lire « spinescence *stipulaire* parfois légère ».
p. (74) : 8e ligne : lire « cotylédons *sessiles* ... ».
p. (76) : 27e ligne : lire « phyllodes de l'adulte *à section* elliptique ... ».
p. (79) : 24e ligne : lire « *premiers* phyllodes ... ».

Acacias insulaires, II.

p. (21) : ligne 4 de la légende : lire fig. 11 : a : *A. muellerana*.

Graines d'Acacia.

pp. (7) à (11) : lire Cl. Lhm/Lrm au lieu de Lhm/lrm.
p. (15) : diagramme : en abscisses, remplacer les valeurs 1,0 à 5,0 par 2,0 à 6,0.
p. (36) : légende, 4e ligne : lire « section *transversale* ».

ERRATA. Addendum.

Graines d'Acacia.

p. (34), 6e ligne : lire « *suivant* »

Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre Acacia.

p. (4), § cotylédons: 6e ligne, lire « 2 1res feuilles »
p. (12), 6e-7e lignes : lire « un seul article [1971 *c*] auquel nous renvoyons le lecteur, constituent... »
p. (105), 31e ligne : remplacer « tertiaire » par « secondaire ».